HC 4WMP Q

ROBERT TIGERSTEDT

LEHRBUCH DER PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

II. BAND

4 A. 419

LEHRBUCH

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

VON

DR. ROBERT TIGERSTEDT

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT HELSINGFORS (FINNLAND)

ZWEITER BAND

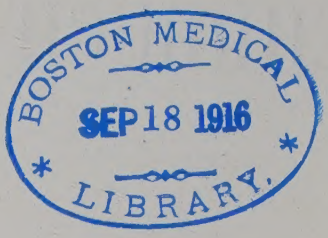
ACHTE AUFLAGE

MIT 203 TEILWEISE FARBIGEN ABBILDUNGEN IM TEXT

LEIPZIG

VERLAG VON S. HIRZEL

1915



Das Recht der Übersetzung ist vorbehalten.

Inhalt.

Seite

Fünfzehntes Kapitel. **Die Leistungen der quergestreiften Muskeln** 1

Erster Abschnitt. **Allgemeine Physiologie der Muskeln und der Nerven** 1

§ 1. Die Grundgesetze der Nerventätigkeit 2

§ 2. Die physikalischen und chemischen Eigenschaften des ruhenden Muskels 3

a. Die Elastizität des ruhenden Muskels 3

b. Die Chemie der peripheren Nerven und des Muskels 5

§ 3. Die Reizung der Muskeln und der Nerven 6

a. Die Muskelkurve 6

b. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven . . . 10

c. Die mechanische Reizung der Muskeln und der Nerven 11

d. Die elektrische Reizung der Muskeln und der Nerven 11

e. Die Wirkung schnell nacheinander folgender Reize 23

§ 4. Die Tätigkeitserscheinungen der Muskeln und der Nerven . 26

a. Die elektrischen Erscheinungen 26

b. Der Muskelton 31

c. Die chemischen Veränderungen des Muskels und des Nerven bei der Tätigkeit 31

d. Die mechanische Arbeit bei der Muskelkontraktion 32

e. Die Wärmebildung im Muskel 37

§ 5. Die zentrale Innervation des Muskels 40

§ 6. Ermüdung und Erholung der Muskeln und der Nerven . . . 41

a. Die allgemeinen Erscheinungen 41

b. Die Ermüdungserscheinungen beim Menschen 44

c. Muskelübung und größte Leistungsfähigkeit der Muskeln 48

§ 7. Die Totenstarre 51

§ 8. Anhang. Die glatten Muskeln 52

Zweiter Abschnitt. **Die gegenseitigen Beziehungen zwischen den Muskeln und den übrigen Organen des Körpers** 54

Dritter Abschnitt. **Einige besondere Muskelwirkungen** 57

§ 1. Die allgemeinen Eigenschaften der Knochen 58

§ 2. Die Aufgaben der speziellen Muskelmechanik 59

§ 3. Allgemeines über die mechanischen Wirkungen der Skelettmuskeln 61

§ 4. Das aufrechte Stehen 63

a. Der Schwerpunkt des menschlichen Körpers 63

b. Das aufrechte Stehen 66

c. Das Sitzen 67

§ 5. Die Ortsveränderungen des Körpers 67

a. Methodisches 67

b. Die allgemeinen Erscheinungen des Ganges 69

c. Die Muskeltätigkeit beim Gehen 71

d. Das Laufen 73

e. Das Schwimmen 73

Seite

Sechzehntes Kapitel. **Über die Sinnesempfindungen im allgemeinen** 73
Erster Abschnitt. **Die qualitativen Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung** 73
Zweiter Abschnitt. **Die quantitativen Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung** 80
§ 1. Die Reizschwelle bei verschiedenen Sinnesorganen 81
a. Druckempfindungen 81
b. Bewegungsempfindungen 83
c. Gehörempfindungen 83
d. Gesichtsempfindungen 83
§ 2. Das Webersche Gesetz 84
§ 3. Die Prüfung des Weberschen Gesetzes 85
a. Methodisches 85
b. Druck- und Bewegungsempfindungen 85
c. Gehörempfindungen 86
d. Gesichtsempfindungen 87
e. Geschmacksempfindungen 88
§ 4. Das psychophysische Gesetz 88

Siebzehntes Kapitel. **Die sensorischen Funktionen der Haut** . . . 89
§ 1. Die Temperaturempfindungen 90
§ 2. Die Druck- und Berührungsempfindungen 96
§ 3. Die Lokalzeichen 100
§ 4. Der Schmerz 103

Achtzehntes Kapitel. **Die Organempfindungen** 109
§ 1. Die Bewegungsempfindungen 111
§ 2. Die physiologische Bedeutung der Tast- und Bewegungsempfindungen 116
§ 3. Das innere Ohr (die Bogengänge und die Otolithensäckchen) 120
a. Anatomisches 120
b. Die experimentelle Ausschaltung der Bogengänge 124
c. Die künstliche Reizung der Bogengänge 128
d. Die Otholithensäckchen 132
e. Erfahrungen am Menschen 133

Neunzehntes Kapitel. **Die Geschmacks- und Geruchsempfindungen** 136
§ 1. Die Geschmacksempfindungen 136
§ 2. Die Geruchsempfindungen 141

Zwanzigstes Kapitel. **Die Gehörempfindungen. Die Stimme und die Sprache** 147
Erster Abschnitt. **Die Gehörempfindungen** 147
§ 1. Die adäquaten Reize des Gehörorgans 147
a. Die Tonstärke 149
b. Die Tonhöhe 149
c. Die Klangfarbe 152
§ 2. Die Schallleitung im Ohr 156
a. Das äußere Ohr 156
b. Das mittlere Ohr 157
§ 3. Die Reizung der Gehörnerven 163
a. Die Resonatoren in der Schnecke 163
b. Einwendungen gegen die Resonatorentheorie 168
§ 4. Konsonanz und Dissonanz 172

Seite

Zweiter Abschnitt. **Physiologie der Stimme und der Sprache** . . . 173
§ 1. Die Wirkungen der Kehlkopfmuskeln 174
§ 2. Die Stimmbildung 176
§ 3. Die Stimmregister 177
§ 4. Der Umfang und die Lage der Stimme 180
§ 5. Die Sprachlaute 181
a. Die Vokale 182
b. Die Konsonanten 185

Einundzwanzigstes Kapitel. **Die Gesichtsempfindungen** 186

Erster Abschnitt. **Die Lichtbrechung im Auge** 187
§ 1. Die Lichtbrechung in einem zentrierten optischen System 187
a. Die Lichtbrechung in einem einfachen optischen System 189
b. Die Lichtbrechung in einem zentrierten optischen System . . . 193
c. Linsen 197
§ 2. Die optischen Konstanten des Auges 199
§ 3. Die Bilder auf der Netzhaut 203
a. Direktes und indirektes Sehen 203
b. Die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut 205
c. Gesichtswinkel und Sehschärfe 209
§ 4. Die statische Refraktion des Auges 212
§ 5. Prüfung des Auges als optisches Instrument 215
a. Die Menge des zur Netzhaut gelangenden Lichtes 215
b. Die Durchsichtigkeit der Augenmedien 217
c. Die Zentrierung des Auges 219
d. Die Form der brechenden Flächen 219
e. Der Astigmatismus 221
f. Der Winkel zwischen der Gesichtslinie und der Augenachse . . 223
g. Die Farbenzerstreuung im Auge 225
h. Zusammenfassung 227
§ 6. Die Regenbogenhaut 227
§ 7. Die Akkommodation des Auges 231
a. Die Akkommodationsbreite 231
b. Der Mechanismus der Akkommodation 233
§ 8. Der Augenspiegel 240
a. Das Augenspiegeln in umgekehrtem Bilde 242
b. Das Augenspiegeln in aufrechtem Bilde 244
c. Die Bestimmung der statischen Refraktion mit dem Augenspiegel 246
d. Der Astigmatismus 247
e. Das Bild des Augengrundes 248

Zweiter Abschnitt. **Die Erregung der Netzhaut und die Gesichtsempfindungen** 249
§ 1. Die erregenden Wirkungen verschiedener Lichtstrahlen . 250
a. Die ultraroten Strahlen 250
b. Die ultravioletten Strahlen 252
c. Die leuchtenden Strahlen 253
§ 2. Die funktionellen Veränderungen der Netzhaut 254
a. Der Sehpurpur 254
b. Morphologische Veränderungen bei der Netzhaut 255
c. Elektrische Erscheinungen 259
§ 3. Der Verlauf der Erregung in der Netzhaut 261

Seite

§ 4. Die Umstimmung des Auges 264
a. Ermüdung und Erholung 264
b. Die Adaptation 265
§ 5. Die Helligkeit in den verschiedenen Teilen des Spektrums. — Physiologische Verschiedenheiten der Stäbchen und Zapfen 266
§ 6. Die Farbenempfindungen 270
a. Die Unterschiedsempfindlichkeit für Farben 270
b. Die sukzessive Farbeninduktion 273
c. Die Methoden der Farbenmischung 274
d. Die Resultate der Farbenmischung 275
e. Zur Theorie der Farben 278
f. Der simultane Kontrast 286

Dritter Abschnitt. **Die Bewegungen des Auges und die Gesichtswahrnehmungen** 289
§ 1. Die Augenmuskeln und ihre Wirkungen 289
a. Anatomie der Augenmuskeln 289
b. Die Wirkungen der Augenmuskeln 290
c. Die tatsächlich ausgeführten Augenbewegungen 293
§ 2. Die Bedeutung der Augenbewegungen für die Projektion der Gesichtswahrnehmungen nach außen 296
§ 3. Das Sehen mit zwei Augen 299
a. Die Korrespondenz der Netzhäute 300
b. Das Einfachsehen mit zwei Augen 302
c. Die Tiefenwahrnehmungen 304

Anhang. **Die Ernährung und die Schutzeinrichtungen des Auges** 308

Zweiundzwanzigstes Kapitel. **Die Physiologie der Ganglienzelle und des Rückenmarkes** 310
§ 1. Allgemeines über den feineren Bau des Nervensystems . . 310
§ 2. Der Bau des Rückenmarkes 313
§ 3. Verschiedene Arten der Nerven 315
a. Einteilung der Nerven nach ihrer physiologischen Aufgabe . . . 315
b. Die besonderen Eigenschaften verschiedener Arten von Nervenfasern 316
c. Magendies Lehrsatz 317
§ 4. Die Leistungen der Ganglienzelle 318
a. Die nutritive Aufgabe der Ganglienzelle 319
b. Die physiologischen Reize der Ganglienzelle 323
c. Die Reaktionsweise der Ganglienzelle bei Reizung 324
d. Die Abhängigkeit der Ganglienzelle von der Blutzufuhr und von Giften 327
e. Morphologische Veränderungen bei der Ganglienzelle. Neubildung und Regeneration der Nerven 329
§ 5. Die Reflexvorgänge 331
a. Die Segmentierung im zentralen Nervensystem 331
b. Allgemeines über Reflexe 332
c. Die physiologische Bedeutung der Reflexe 334
d. Die Hemmung von Reflexen 337
e. Verstärkung von Reflexen 340
f. Reflexe bei verschiedenen Reizen 340
§ 6. Die automatische Reizung 341
§ 7. Der Tonus 342

Seite

§ 8. Die zentralen Leistungen der peripheren Ganglienzellen . 343
§ 9. Die Zentren im Rückenmark 348
a. Der Einfluß der Rückenmarkszentren auf die Bewegungen der Skelettmuskeln 348
b. Der Einfluß der Rückenmarkszentren auf die vegetativen Verrichtungen 352
§ 10. Die Leitungsbahnen im Rückenmark 353
a. Die elektrische Reizung des Rückenmarkes 353
b. Die Methoden zur Bestimmung der Leitungsbahnen im Rückenmark 353
c. Die anatomischen Angaben über die Leitungsbahnen im Rückenmark 355
d. Experimentelle und klinische Erfahrungen über die Leitungsbahnen im Rückenmark 359

Dreiundzwanzigstes Kapitel. **Die Physiologie des Hirnstammes** . . 364
§ 1. Allgemeine Übersicht 364
a. Methodisches 365
b. Die Einteilung des Gehirns 366
§ 2. Das Kopfmark 367
§ 3. Das Hinterhirn 371
a. Das Kleinhirn 371
b. Die Kleinhirnschenkel 381
c. Die Brücke 382
§ 4. Das Mittelhirn 382
a. Die Vierhügel 383
b. Die Großhirnschenkel 384
§ 5. Das Zwischenhirn 387
§ 6. Die Leistungen des Hirnstammes an und für sich 388

Vierundzwanzigstes Kapitel. **Die Physiologie des Großhirns** . . . 402
Erster Abschnitt. **Die Großhirnganglien** 405
Zweiter Abschnitt. **Die motorischen und sensorischen Rindenfelder** 406
§ 1. Die motorischen Rindenfelder 406
a. Allgemeine Übersicht 406
b. Die Reizung der motorischen Rindenfelder bei verschiedenen Säugetieren 408
c. Gleichseitige und gekreuzte Wirkungen bei Reizung der motorischen Rindenfelder 416
d. Die Kommissuren zwischen den beiderseitigen Rindenfeldern . . 417
e. Die Rindenepilepsie 418
f. Die Ausschaltung der motorischen Rindenfelder 419
g. Der Verlauf der Leitungsbahnen von den motorischen Rindenfeldern nach den Kernen der motorischen Nerven 423
h. Die Entwicklung der motorischen Rindenfelder 426
§ 2. Die Einwirkung der Großhirnrinde auf die vegetativen Prozesse im Körper 426
§ 3. Die sensorischen Rindenfelder 428
a. Gefühls- und Tastsinn 429
b. Geruchs- und Geschmackssinn 432
c. Gehörsinn 433
d. Gesichtssinn 434
e. Zusammenfassung 437

Seite

Dritter Abschnitt. **Die psycho-physischen Leistungen des Großhirns** 438
§ 1. Die Bedeutung der motorischen und sensorischen Rindenfelder 438
§ 2. Die Sprachvorstellungen 442
§ 3. Die Assoziationszentren Flechsigs 449
a. Anatomisches 449
b. Das vordere Assoziationszentrum 451
c. Das hintere Assoziationszentrum 453
d. Schlußübersicht 454
§ 4. Der zeitliche Verlauf der psycho-physischen Prozesse . . 456
Anhang. **Die Ernährung des Gehirns** 461

Fünfundzwanzigstes Kapitel. **Die spezielle Nervenphysiologie** . . . 464
§ 1. Die Gehirnnerven 465
§ 2. Die Rückenmarksnerven 468
a. Sensible Nerven 468
b. Motorische Nerven 469
§ 3. Die autonomen Nerven 470
a. Der Zusammenhang zwischen den autonomen Nerven und dem zentralen Nervensystem 470
b. Der Verlauf der sympathischen Fasern 473
c. Regeneration im sympathischen Nervensystem 475
d. Zentripetale Nerven im Sympathicus 476

Sechsundzwanzigstes Kapitel. **Physiologie der Zeugung und des Wachstums** 477
Erster Abschnitt. **Physiologie der Zeugung und der Geburt** 477
§ 1. Die männlichen Geschlechtsorgane 478
a. Die Hoden 478
b. Die akzessorischen Geschlechtsdrüsen 479
c. Die Erektion und Ejakulation 480
§ 2. Die weiblichen Geschlechtsorgane 482
a. Die Eierstöcke und die Eileiter 482
b. Die Gebärmutter 484
c. Die Schwangerschaft und die Geburt 485
d. Die Innervation der weiblichen Geschlechtsorgane 488
§ 3. Die Milchsekretion 489
a. Die Milch 489
b. Die Sekretion der Milch 494
Zweiter Abschnitt. **Das Wachstum des menschlichen Körpers** . . . 497
Sachregister 504

BOSTON MEDICAL
SEP 18 1916
LIBRARY.

FÜNFZEHNTES KAPITEL.

Die Leistungen der quergestreiften Muskeln.

Die Aufgabe der quergestreiften Muskeln besteht darin, teils die verschiedenartigsten Bewegungen des Körpers zu besorgen, teils zur Wärmebildung und -regulation des Körpers beizutragen. In diesem Kapitel wollen wir zuerst die allgemeinen Eigenschaften der Muskeln untersuchen, um dann die Bedeutung derselben als Organe im Körper näher zu erörtern.

Erster Abschnitt.

Allgemeine Physiologie der Muskeln und der Nerven.

Da die allgemeinen Eigenschaften der Muskeln und der Nervenfasern in vielerlei Hinsicht miteinander übereinstimmen und die Erfahrungen an den Nerven die bei den Muskeln auftretenden entsprechenden Erscheinungen vielfach aufklären, ist es angezeigt, dieselben hier im Zusammenhang darzustellen.

Die allgemeinen Eigenschaften der Muskeln und der Nerven sind seit langer Zeit von den Physiologen mit Vorliebe untersucht worden, weil man sich aus diesen Untersuchungen sehr bedeutungsvolle Aufschlüsse in bezug auf die Grundeigenschaften der lebendigen Substanz überhaupt versprach. Durch die hierhergehörigen Arbeiten ist auch eine überaus zahlreiche Anzahl von Tatsachen gesammelt worden, welche indessen leider noch keine durchgeführte Theorie der Nerven- und Muskeltätigkeit erlauben. So bedeutungsvoll diese Tatsachen auch sind, müssen wir uns doch darauf beschränken, nur die allerwichtigsten unter ihnen hier zu erwähnen, weil eine eingehendere Darstellung dem Zweck dieses Lehrbuches, die für den praktischen Arzt wichtigsten Ergebnisse der Physiologie zusammenzustellen, nicht entsprechen würde.

Die hier zu erwähnenden Tatsachen sind, wenn nicht ausdrücklich etwas anderes bemerkt wird, an den vom Körper ausgeschnittenen, überlebenden Muskeln, bzw. Nerven

des Frosches ermittelt. Bei der Untersuchung der allgemeinen Eigenschaften der Nerven benutzt man in der Regel die motorischen Nerven, und in den meisten Fällen dient der mit dem Nerven zusammenhängende Muskel als Indikator der Nerventätigkeit, indem man aus dem Verhalten des Muskels Schlüsse auf die Größe usw. der im Nerven stattfindenden Erregung zieht. Die Formveränderungen des Muskels werden meistens unter Anwendung der graphischen Methode registriert (vgl. I, S. 8 und folg.).

§ 1. Die Grundgesetze der Nerventätigkeit.

Die Eigenschaften der verschiedenen Arten von Nervenfasern werden in Kapitel XXII näher erörtert werden. Hier seien nur die Grundgesetze der Nerventätigkeit kurz zusammengestellt.

An allen Punkten seines Verlaufes ist der Nerv durch die gewöhnlichen künstlichen Reize erregbar, und zwar pflanzt sich dabei die Erregung von der gereizten Stelle in beiden Richtungen fort. Dies wird am besten durch den Aktionsstrom (vgl. I, S. 63) bewiesen. Wenn man einen Nerven in seiner Mitte reizt und seine beiden Enden mit je einem Galvanometer verbindet, so erscheint der Aktionsstrom in beiden. Und dies findet nicht allein bei den aus zentripetalen und zentrifugalen Nervenfasern zusammengesetzten gemischten Nervenstämmen statt, sondern kann auch an den vorderen Rückenmarkswurzeln, welche nur zentrifugale Nervenfasern enthalten, nachgewiesen werden (DU BOIS-REYMOND).

Wenn man an einem lebenden Tiere einen Nerven durchschneidet, so vermag er natürlich nicht mehr die Erregung fortzupflanzen. Dasselbe ist aber auch dann der Fall, wenn man ihn einfach abbindet. Um leistungsfähig zu sein, muß also der Nerv nicht nur seine physikalische, sondern auch seine physiologische Kontinuität unversehrt bewahren.

Verschiedene Einwirkungen vermögen die Fähigkeit des Nerven, die Erregung fortzupflanzen, eine Zeitlang zu verhindern oder aufzuheben. Hierher gehört z. B. ein äußerer Druck von genügender Stärke, wie er z. B. beim Einschlafen der Glieder stattfindet, lokale Einwirkung gewisser chemischer Agentien, wie Chloroform, Alkohol usw. Alle diese Eingriffe haben das miteinander gemein, daß sie, ohne den Nerven zu zerstören, seine physiologische Kontinuität für eine längere oder kürzere Zeit mehr oder weniger herabsetzen oder sogar aufheben. Hierbei kann indessen die lokale Erregbarkeit der betreffenden Nervenstrecke noch vorhanden sein. Unter Umständen kann es auch eintreffen, daß eine Nervenstrecke, die aus irgendeinem Grunde nicht direkt erregbar ist, dennoch vermag, die an einem anderen Orte des Nerven ausgelöste Erregung fortzupflanzen. Dies findet z. B. in gewissen Stadien der Regeneration eines durchschnittenen Nerven statt.

Die Erregbarkeit des Nerven geht also nicht immer seiner Fähigkeit, eine Erregung fortzupflanzen, parallel, was möglicherweise dadurch bedingt ist, daß der Nerv auf den natürlichen, von Querschnitt zu Querschnitt fortschreitenden Reiz andersartig als auf unsere künstlichen Reizmittel reagiert.

Beim quergestreiften Muskel läßt sich die Kontraktilität von der Fähigkeit der Erregungsleitung nicht trennen, und alle Mittel, welche jene beeinflussen, wirken gleichzeitig und gleichsinnig auch auf diese ein (C. SCHWARZ).

Die in einer Nervenfaser ausgelöste Erregung pflanzt sich nur in dieser und deren Verzweigungen fort und geht nicht von der einen Nervenfaser auf andere, neben ihr verlaufende Nervenfasern über (Gesetz der isolierten Leitung).

Dieses Gesetz gilt auch von den Leitungsbahnen im zentralen Nervensystem. Man kann sich in der einfachsten Weise von der Richtigkeit desselben überzeugen, wenn man z. B. an der Zungenspitze zwei Punkte, die nur etwa 1 mm voneinander entfernt sind, gleichzeitig mit je einer scharfen Spitze berührt: man unterscheidet dabei ganz genau die beiden Spitzen voneinander, was natürlich nur durch die isolierte Nervenleitung möglich ist.

In nächstem Zusammenhange hiermit steht die Erfahrung von dem unveränderlichen Erfolg der Nervenreizung, d. h. die Reizung eines bestimmten Nerven wirkt nur auf das mit ihm verbundene Erfolgsorgan und nicht auf andere ein. Das Erfolgsorgan eines Muskelnerven ist der Muskel, das eines Drüsennerven die Drüse usw. Die Erfolgsorgane der zentripetalen Nerven sind Nervenzellen im zentralen Nervensysteme. Von diesen gehen neue Nervenbahnen aus, die wieder an anderen Nervenzellen endigen, und auf diese Weise kann die Reizung eines einzigen zentripetalen Nerven eine ganze Reihe von verschiedenen, untereinander verbundenen Nervenzellen erregen. Endlich kann hierdurch eine Nervenzelle in Tätigkeit versetzt werden, welche ihrerseits mit einem zentrifugalen Nerven in Verbindung steht, und dann wird unter Mitwirkung dieses Nerven, ohne daß Wille und Bewußtsein daran teilnehmen, in dem zugehörigen peripheren Organ eine Erregung ausgelöst — wir benennen diese Erscheinung einen Reflex (vgl. Kap. XXII). Wegen der mannigfachen Art und Weise, in welcher die Nervenfasern im zentralen Nervensystem miteinander kombiniert sind, kann, wie leicht ersichtlich, eine sehr große Komplikation der Wirkung einer zentripetalen Reizung zustande kommen, ohne daß das Gesetz von dem unveränderlichen Erfolg der Reizung dadurch im geringsten beeinträchtigt wird.

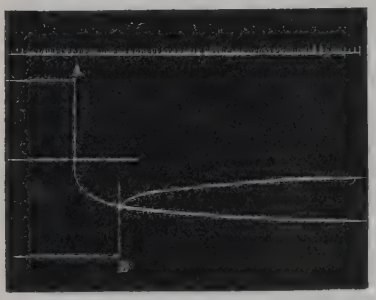
§ 2. Die physikalischen und chemischen Eigenschaften des ruhenden Muskels[1]).

a. Die Elastizität des ruhenden Muskels.

Wenn ein vertikal herabhängender metallener Draht mit einem bestimmten Gewicht belastet wird, so nimmt er seine dieser Belastung entsprechende Länge fast augenblicklich an und dehnt sich (praktisch ge-

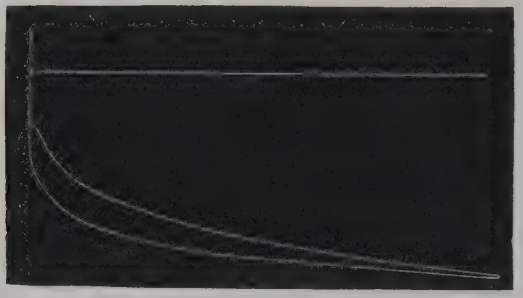
[1]) Eine einigermaßen befriedigende Darstellung vom Bau des quergestreiften Muskels würde mehr Raum erfordern, als hier zur Verfügung steht, weshalb in dieser Hinsicht auf die Lehrbücher der Gewebelehre verwiesen werden muß.

nommen) nicht weiter aus, wie lange auch das betreffende Gewicht an ihm hängt, d. h. die sekundären elastischen Erscheinungen sind bei ihm nur sehr schwach entwickelt. Ganz anders bei dem Muskel sowie bei den organischen Geweben überhaupt. Belasten wir einen vorher unbelasteten Muskel, so wird der Muskel allerdings momentan um eine gewisse Quantität verlängert, seine Länge nimmt aber bei konstant bleibender Belastung, obwohl mit stetig abnehmender Stärke, ununterbrochen zu. Diese sekundäre elastische Erscheinung wird als Nachdehnung bezeichnet. — Wird der durch ein gewisses Gewicht gedehnte Muskel entlastet, so verkürzt er sich zuerst schnell, dann immer langsamer. Auch in diesem Falle zeigt der Muskel eine sekundäre elastische Erscheinung, eine Nachschrumpfung (vgl. Fig. 1).



Figur 1. Die Längenveränderungen zweier Adduktoren, nach Blix. *A*, Belastung mit 100 g. *B*, Entlastung. Von links nach rechts zu lesen.

Die sekundären elastischen Erscheinungen erschweren in einem sehr beträchtlichen Grade die nähere Untersuchung über die Elastizität des Muskels und wie seine Länge von der Belastung abhängt. Um den Einfluß der Nachdehnung usw. möglichst zu beschränken, haben Marey und Blix Vorrichtungen getroffen, durch welche die Belastung des Muskels ununterbrochen und zwar sehr schnell gesteigert oder vermindert wird und gleichzeitig die Längenvariationen des Muskels sich selbst registrieren.



Figur 2. Dehnungs- und Entlastungskurve vom Gastrocnemius des Frosches, nach Nerander. Von links nach rechts zu lesen.

In dieser Weise werden Kurven von dem in Figur 2 dargestellten Aussehen erhalten. Wie aus dieser hervorgeht, ist die Längenzunahme des Muskels bei gleich großem Zuwachs der Belastung um so kleiner, je größer die Belastung ist, d. h. der Elastizitätskoëffizient nimmt bei steigender Spannung des Muskels immer mehr zu. Es ist indessen zu bemerken, daß der erste Teil der Kurve, der der Verlängerung des Muskels bei seiner natürlichen Lage im Körper entspricht, etwa geradlinig verläuft (Haycraft).

Aus der Figur ergibt sich ferner, daß die Entlastungskurve des Muskels unterhalb der Belastungskurve verläuft, was aber nicht von der Nachdehnung bedingt ist.

Endlich ist zu erwähnen, daß die Elastizität des Muskels eine sehr vollkommene ist: nach stattgefundener Entlastung nimmt der Muskel wieder seine frühere Länge an, und es treten permanente Verlängerungen in merkbarem Grade nur dann auf, wenn man durch zu starke Dehnungen Berstungen in der Muskelsubstanz hervorruft.

b. Die Chemie der peripheren Nerven und des Muskels.

Bei den peripheren Nerven hat F. Falk die Anwesenheit von Cholesterin, Kephalinen, Zerebrosiden und Lezithinen nachgewiesen. In den marklosen Fasern sind die Kephaline und Lezithine, in den markhaltigen die Zerebroside überwiegend vertreten. Bemerkenswert ist auch der hohe Cholesteringehalt der marklosen Fasern.

Das Sarkolemma der quergestreiften Muskelfasern besteht aus einer eigentümlichen albuminoïden Substanz, welche dem Elastin ähnlich ist.

Der frische ruhende Muskel reagiert auf Lakmoïd alkalisch und auf Curcuma neutral oder schwach sauer. Dasselbe Verhalten zeigt auch der Wasserextrakt von quergestreiften Muskeln. Nach Röhmann wird die sauere Reaktion des Wasserextraktes auf Curcuma im wesentlichen durch Monophosphat, und die alkalische Reaktion auf Lakmoïd durch saures kohlensaures Natrium, durch Diphosphat sowie auch durch Alkaliverbindungen von Eiweißkörpern bedingt.

Wenn der frische, fein zerkleinerte quergestreifte Muskel einem Druck von 350 Atmosphären ausgesetzt wird, so erhält man einen Preßsaft, welcher etwa 40—60 Proz. des benutzten Muskels beträgt. Im Ultramikroskop beobachtet erscheint dieser Saft als eine Suspension von unzähligen, bei mikroskopischer Untersuchung selbst bei den stärksten Vergrößerungen unsichtbaren Körnchen, welche aus Eiweiß bestehen und nach Bottazzi und Quagliariello die letzten Bestandteile der durch den hohen Druck zerkleinerten Muskelfibrillen darstellen. Außerdem enthält der Saft in kolloidaler Lösung einen dem Sarkoplasma entstammenden Eiweißkörper (Myoproteïn, Bottazzi).

Unter der Einwirkung von Dialyse werden innerhalb 24—48 Stunden die Körnchen gefällt, indem sie sich aneinander legen; bei sehr lange fortgesetzter Dialyse erscheint schließlich auch ein Niederschlag vom Myoproteïn.

Die Körnchen können sich auch „spontan“ aneinander legen und also einen Niederschlag bilden. Dieser Vorgang wird durch eine etwas erhöhte Temperatur begünstigt, und bei 45—55° C. werden sie vollständig gefällt; die Temperaturgrenzen für die Koagulierbarkeit des Myoproteïns lassen sich nicht vollkommen scharf angeben, jedenfalls bleibt ein Teil desselben noch bei einer Temperatur von 55° C. in der Lösung.

Die von Bottazzi und Quagliariello nachgewiesenen ultramikroskopischen Körnchen scheinen dem von v. Fürth im Salmiakextrakt des Muskels nachgewiesenen

Myosin (Gerinnungstemperatur 44—50° C.) zu entsprechen, und ihr Myoproteïn dürfte dem Myogen v. Fürths (Gerinnungstemperatur 55—65° C.) ziemlich nahe stehen.

Nach der Extraktion bzw. dem Herauspressen des Muskels bleibt das unlösliche Muskelstroma zurück, welches einen bedeutenden Teil des Muskeleiweißes enthält und ein Gemenge von verschiedenen, beim Absterben des Muskels gebildeten Eiweißstoffen darstellt.

Die übrigen stickstoffhaltigen Bestandteile des Muskels stellen hauptsächlich Zersetzungsprodukte des Eiweißes dar; unter diesen finden wir Kreatin (im frischen Muskel beim Hunde 0.37, bei der Katze 0.45, beim Kaninchen 0.52 und beim Menschen 0.39 Proz.), Hypoxanthin, Xanthin und Guanin, deren Menge auf 1000 Teile der Trockensubstanz bzw. 2.3, 0.5 und 0.2 beträgt. Hierher gehören noch freie Aminosäuren, enthaltend etwa 0.06 Proz. des Gesamtstickstoffes im frischen Muskel; die Phosphorfleischsäure (0.1—0.2 Proz.); die Inosinsäure ($C_{10}H_{13}N_4PO_8$), die bei der Aufspaltung quantitativ in Phosphorsäure, Hypoxanthin und Pentose zerfällt; das dem Arginin nahe verwandte Karnosin ($C_9H_{14}N_4O_3$, etwa 0.4 Proz.); das Myokynin ($C_{11}H_{26}N_2O_2$, wahrscheinlich *l*-Hexamethylornithin); das Karnin ($C_6H_8N_4O_3$); das Karnitin ($C_7H_{15}NO_3$) usw.

Die stickstofffreien organischen Bestandteile des Muskels sind: Glykogen, Zucker, Fett, Inosit (Hexahydroxybenzol, $C_6H_6[OH]_6 + H_2O$) usw.

Ihre Farbe verdanken die Muskeln einem eigenen roten Farbstoff (Myochrom), der dem Hämoglobin des Blutes sehr nahe steht, mit ihm jedoch nicht völlig übereinstimmt, indem er in seinem spektroskopischen Verhalten von jenem etwas abweicht (K. A. H. Mörner).

§ 3. Die Reizung der Muskeln und der Nerven.

a. Die Muskelkurve.

1. Zur Methodik. Zu dem über die graphische Registrierung der Muskelkontraktion in Kapitel I schon Erwähnten müssen wir noch einige Einzelheiten hinzufügen, welche zur richtigen Beurteilung der folgenden Tatsachen notwendig sind.

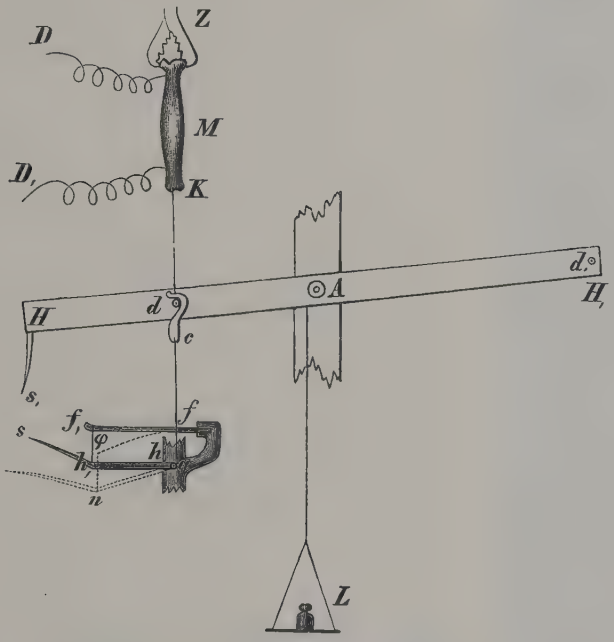
Die durch irgendwelchen Reiz hervorgerufene Muskelkontraktion kann in mehreren, prinzipiell verschiedenen Weisen registriert werden, welche sich schließlich in zwei Gruppen teilen lassen, je nachdem die von dem Reiz bedingte Verkürzung gestattet wird oder nicht.

In letzterem Falle nimmt infolge der Reizung die Spannung des Muskels zu, die Länge bleibt aber konstant. Solche Zuckungen heißen daher isometrische Zuckungen, und die dabei erscheinenden Spannungsvariationen werden nach Fick in folgender Weise registriert (vgl. Fig. 3). Der Muskel (*M*) wird mit einem Schreibhebel (*h h, s*) verbunden, welcher seinerseits eine am besten aus einem Stahl- oder Glasstreifen bestehende, sehr kräftige Feder (*f*) beeinflußt. Wird der Muskel gereizt, so sucht er die Feder durchzubiegen; da sie aber stark ist, gibt sie nur wenig nach, der Muskel kann sich daher nicht in irgendwelchem nennenswerten Grade verkürzen, und die ganze Wirkung der Reizung macht sich in einer Zunahme der Spannung geltend.

Bei der anderen Art von Registrierung benutzt man in der Regel einen mit einem Gewicht belasteten Hebel, und zwar wird die Belastung so gewählt, daß sie dem Verkürzungsbestreben des gereizten Muskels keinen unüberwindlichen Widerstand leistet. Der Hebel wird daher bei der Muskelkontraktion gehoben, und die Kurve gibt die Längenvariationen des Muskels während der durch den Reiz hervorgerufenen Zuckung an.

Bei der Kontraktion des Muskels erhält der belastende Hebel eine Beschleunigung nach oben, und nicht selten wird diese so stark, daß der Hebel nach oben geschleudert wird und von einem gewissen Augenblick an sich ganz frei bewegt, ohne den Muskel zu belasten. Dies geschieht, wenn das Trägheitsmoment der zu bewegenden Teile zu groß ist.

Es ist selbstverständlich, daß eine unter solchen Umständen gezeichnete Muskelkurve nur über den Anfangsteil der Kontraktion Aufschlüsse geben kann. Um das Schleudern tunlichst zu vermeiden, benutzt man, wie oben bemerkt (I, S. 14), Schreibhebel von sehr geringer Masse und appliziert das belastende Gewicht ganz in der Nähe von dessen Achse (vgl. Fig. 3 *L*), während der Muskel selbst in größerer Entfernung davon den Hebel angreift. Hierdurch werden die Exkursionen der Belastung so gering wie möglich, und das Gewicht wird daher keine größere Beschleunigung annehmen



Figur 3. Apparat zur Registrierung der Längen- und der Spannungsvariationen des gereizten Muskels, nach Fick. Wenn der Haken *c* losgemacht wird, so wird die Verbindung des Muskels mit dem Spannungsmesser aufgehoben, und der Muskel kann sich jetzt frei zusammenziehen.

können. Infolgedessen wird das Schleudern vermieden, und die solcherart erhaltene Kurve stellt, wenn alle Vorsichtsmaßregeln richtig beobachtet sind, einen wahren Ausdruck des Verlaufes der Muskelzuckung unter den betreffenden Verhältnissen dar. Da man voraussetzt, daß die Spannung des Muskels während der ganzen Kontraktion die gleiche ist, wird diese Muskelzuckung als isotonisch bezeichnet. Eine wirkliche Isotonie läßt sich aber kaum erhalten (vgl. unten, S. 33).

Um den zeitlichen Verlauf der Muskelkontraktion genau analysieren zu können, muß man diese auf eine mit nicht zu geringer Geschwindigkeit (300—600 mm in 1 Sekunde) bewegte Schreibfläche registrieren.

2. Die einfache Zuckung. Die unter dem Einfluß verschiedener Reize erhaltenen Muskelkontraktionen sind entweder einfache Zuckungen oder summierte Zuckungen. Als einfache Zuckung oder schlechterdings

Zuckung wird diejenige Muskeltätigkeit bezeichnet, welche durch einen einmaligen Reiz ausgelöst wird. Unter summierten Zuckungen versteht man die Muskelkontraktionen, welche durch schnell nacheinander folgende Reize ausgelöst werden (vgl. näher sub e, S. 23).

Wenn der Muskel von einem Reiz getroffen wird, so verstreicht zwischen dem Moment der Reizung und dem Hervortreten des sichtbaren Effektes eine meßbare Zeit, welche als Latenzdauer der Muskelzuckung bezeichnet wird (Helmholtz, 1850).

Figur 4. Kontraktionskurve des Gastrocnemius des Frosches. Von links nach rechts zu lesen. Die vertikale Linie links gibt den Moment der Reizung an.

Das allgemeine Verfahren bei diesen sowie bei anderen feineren physiologischen Zeitbestimmungen wird durch folgendes Beispiel erläutert. Der sich genügend schnell bewegende Zylinder eines Registrierapparates trägt an seinem unteren Rande einen Dorn, durch welchen ein elektrischer Kontakt unterbrochen werden kann, und zwar ist dieser Dorn unverrückbar am Zylinder befestigt. Der Kontakt bildet einen Teil der primären Leitung eines Induktoriums, und der in der sekundären Rolle erzeugte Induktionsstrom wird durch den Muskel geleitet. Da nun dieser in demselben Augenblicke entsteht, wo der primäre Strom geöffnet (bzw. geschlossen) wird, so ist es klar, daß der Muskel genau in demjenigen Moment vom Reiz getroffen wird, wo der Dorn den Kontakt unterbricht. Um diesen Moment am Zylinder zu bestimmen, schließt man den Kontakt und bewegt nun den Zylinder sehr langsam, bis der Kontakt durch den Dorn gelöst wird. Dadurch wird der Muskel gereizt, zuckt und schreibt auf den nun so gut wie stillstehenden Zylinder eine Linie, welche den Moment der Kontaktunterbrechung angibt. Nun wird der Kontakt wiederhergestellt und der Zylinder mit voller Geschwindigkeit bewegt: der Muskel wird wieder gereizt, seine Kurve erhebt sich aber jetzt in einer gewissen Entfernung von der Marke — diese Entfernung stellt natürlich die Latenzdauer dar (siehe Fig. 4).

Als Merkmal der Erregung des Muskels kann auch der Aktionsstrom benutzt werden; dann bestimmt man die zeitliche Entfernung zwischen dem Reizaugenblick und dem Beginn des Aktionsstromes.

Die Länge der Latenzdauer, die hauptsächlich an den Froschmuskeln bestimmt wurde, ist von verschiedenen Variablen abhängig. Bei maximaler Reizung mit Öffnungsinduktionsschlägen und gewöhnlicher Zimmertemperatur (17—19° C.) beträgt sie im Mittel etwa 0.004 Sekunde; bei höherer Temperatur wird sie kürzer und bei niedriger Temperatur länger. Auch bei abnehmender Zuckungshöhe nimmt die Latenzdauer stetig zu. Dagegen wird sie unter sonst gleichen Umständen durch die Belastung und Spannung des Muskels (bis zu einer gewissen oberen Grenze) äußerst

wenig beeinflußt. Auch beim Menschen dürfte die Latenzdauer des Gesamtmuskels etwa 0.003—0.004 Sekunde betragen.

Wird die Verdickung des horizontal gelagerten Muskels durch zwei in möglichst großer Entfernung voneinander auf ihm angebrachte Schreibhebel aufgeschrieben oder auch der Aktionsstrom von zwei Orten des Muskels abgeleitet und der Muskel an seinem einen Ende gereizt, so findet man, daß sich die Erregung von dem gereizten Orte mit einer meßbaren Geschwindigkeit über den Muskel ausbreitet (Aeby). Die daraus berechnete Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung, welche nach Engelmann und Piper von der Stärke des Reizes unabhängig ist, steigt und sinkt mit der Temperatur des Muskels und beträgt (bei Zimmertemperatur) bei dem Froschmuskel etwa 2 m (P. Hofmann), 3—4 m (Bernstein, Hermann) oder 5—6 m (Engelmann) und bei den Muskeln des Menschen etwa 10 bis 13 m pro Sekunde (Hermann). Während ihrer Fortpflanzung durch den frischen unermüdeten Muskel scheint die Erregung keine nachweisbare Abnahme an Stärke zu erleiden (Lucas).

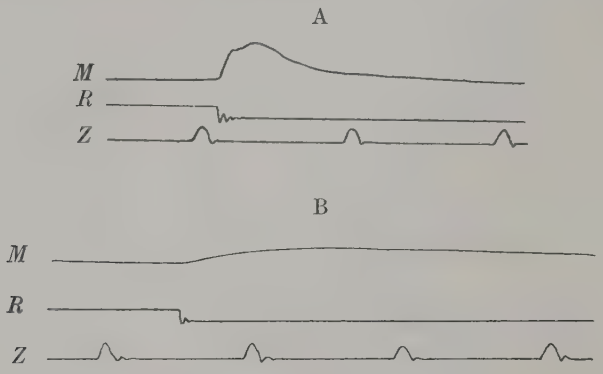
Damit eine nachweisbare mechanische Wirkung bei der Muskelkontraktion ausgeübt werden mag, genügt es nicht, daß sich der vom Reiz getroffene Querschnitt allein kontrahiert, sondern die Erregung muß sich über eine gewisse Strecke des Muskels verbreiten. Da dies aber eine gewisse Zeit erfordert, ist es leicht einzusehen, daß die mechanische Latenzdauer des primär gereizten Muskelquerschnittes nicht unwesentlich kürzer als die in oben erwähnter Weise bestimmte sein muß.

Nach Ende der Latenzdauer erhebt sich die Muskelkurve zum Maximum und fällt dann wieder herab. Bei jeder Muskelzuckung haben wir demnach zu unterscheiden 1. die Latenzdauer, 2. das Stadium der steigenden Energie, 3. den Gipfel und 4. das Stadium der sinkenden Energie. Bei dem Froschgastrocnemius dauert das Stadium der steigenden Energie bis zum Gipfel etwa 0.05 — 0.07 Sekunde und das Stadium der sinkenden Energie etwas länger.

Bei verschiedenen Muskeln kann der Verlauf der Zuckung sehr verschieden sein, und man begegnet allen möglichen Übergängen zwischen der äußerst kurzen Zuckungsdauer (0.0033 Sekunde) gewisser Insektenmuskeln bis zu der viele Sekunden dauernden Kontraktion der glatten Muskelfasern.

Ranvier lenkte zuerst die Aufmerksamkeit darauf, daß die bei einem und demselben Tiere vorkommenden Skelettmuskeln, die sich hinsichtlich ihrer Farbe unterscheiden, auch in bezug auf ihre physiologischen Eigenschaften sehr große Verschiedenheiten darbieten. Diese beiden Muskelarten werden im allgemeinen als rot oder weiß bezeichnet, obgleich der Farbenunterschied unter Umständen, wie es scheint, ziemlich unbedeutend oder selbst unmerklich sein kann. Nach H. Fischer, der bei mehreren Säugetieren die Eigenschaften des „roten“ Soleus und des „weißen“ Gastrocnemius untersuchte, unterscheidet sich jener durch seine 2—3 mal längere Zuckungsdauer, seine weniger umfangreiche Zuckungshöhe bei Einzelreizung und

seine wesentlich größere Zusammenziehung bei schnell nacheinander wiederholten Reizungen sowie durch den langsameren Anstieg seiner Zuckungskurve (vgl. Fig. 5). Auch ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Er-



Figur 5. Zuckungskurven des Gastrocnemius (A) und des Soleus (B) beim Kaninchen, nach H. Fischer. Die Reizung findet bei der scharfen Senkung der Linie *R* statt; *Z*, die Zeit in $^1/_5$ Sekunde.

regung in den roten Muskeln geringer als in den weißen. Dagegen ist die Latenzdauer der beiden Muskelarten im großen und ganzen dieselbe.

Wie Grützner gezeigt hat, sind auch die einzelnen Muskeln im allgemeinen aus roten und weißen Abschnitten zusammengesetzt, und zwar ist die Mischung der beiden Fasergattungen oft sehr innig.

b. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven.

Für das nähere Studium der bei der Reizung des Nerven stattfindenden Eigentümlichkeiten ist es notwendig, schon hier die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven zu erörtern. Die ersten hierhergehörigen Versuche verdanken wir wieder Helmholtz. Das Prinzip seiner Methode ist sehr einfach: man bestimmt in der schon beschriebenen Weise die Latenzdauer der Muskelzuckung, reizt aber nicht den Muskel direkt, sondern vom Nerven aus, und zwar indem man die Elektroden 1. in großer Entfernung vom Muskel und 2. ganz nahe an ihm anbringt. Man findet dann, daß im ersten Falle die Latenzdauer größer ist als im zweiten. Wenn nun die beiden Muskelzuckungen gleich groß sind, kann dieser Unterschied nur davon bedingt sein, daß die Erregung in 1. eine größere Nervenstrecke als in 2. hat durchlaufen müssen. Die Erregung pflanzt sich also mit einer meßbaren (und gleichförmigen) Geschwindigkeit durch den Nerven fort, und zwar beträgt sie bei den motorischen Nerven des Frosches bei Zimmertemperatur etwa 20—26 m pro Sekunde. Bei niedrigerer Temperatur ist sie geringer, scheint aber von der Stärke der Reizung unabhängig zu sein (Nicolai, Olfactorius vom Hecht; Piper, Medianus vom Menschen).

Nach Lenninger pflanzt sich, wenigstens beim Frosch, die Erregung mit derselben Geschwindigkeit in den zentrifugalen als in den zentripetalen, markhaltigen Nerven fort.

Bei Wirbellosen ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung wesentlich niedriger und scheint um so geringer zu sein, je langsamer die normalen Bewegungen des Tieres sind. Bei Anodonta beträgt sie nur 1 cm, beim Octopus aber 3—5 m pro Sekunde.

In den marklosen Fasern im Olfactorius des Hechtes pflanzt sich die Erregung bei 20° C. nur 14—24 cm in der Sekunde fort (Nicolai). Bei den Milznerven des Pferdes, Rindes und Schweines ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit etwa 40—80 cm in der Sekunde (Garten und A. Fischer).

Für die motorischen Nerven des Menschen hat man durch Registrierung der Verdickung der Muskeln des Daumenballens bei Reizung des N. medianus die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung etwa gleich 33 m pro Sekunde gefunden. Indessen sind kürzlich viel höhere Zahlen, etwa 120 m, von Piper durch Registrierung des Aktionsstromes des Muskels bei elektrischer Reizung des N. medianus beobachtet worden.

Von den motorischen Nerven wird die Erregung unter Vermittlung besonderer Endapparate auf den Muskel übertragen. In diesen Endapparaten findet eine Verzögerung der Leitung statt, welche bei maximaler Reizung etwa 0.002—0.003 Sekunde beträgt (Bernstein).

c. Die mechanische Reizung der Nerven und der Muskeln[1]).

Allerlei mechanische Eingriffe, welcher Art sie auch sein mögen, wirken erregend auf den Nerven ein, vorausgesetzt, daß sie genügend plötzlich stattfinden.

Damit sie wirksam sein mögen, müssen sie, wie v. Frey und Oinuma nachgewiesen haben, den Nerven mit einer gewissen, nicht zu geringen Geschwindigkeit deformieren, und zwar kann innerhalb gewisser Grenzen die Deformation dabei um so geringer sein, je schneller sie stattfindet, und umgekehrt.

Wenn der Nerv einem langsam ansteigenden Druck oder einer in derselben Weise stattfindenden Dehnung ausgesetzt wird, so wird seine Erregbarkeit anfangs erhöht, um bei noch weiterer Zunahme des Druckes bzw. der Dehnung wieder abzunehmen. Von einer gewissen Grenze an hebt ein auf dem Nerven lastender Druck sein Vermögen, eine Erregung zu leiten, ganz auf (vgl. II, S. 2).

Auch bei Nachlassen des Druckes soll nach Kühne und v. Uexküll eine Reizung des Nerven stattfinden.

Durch einen plötzlichen Stoß kann auch der Muskel erregt werden; an verschiedenen Stellen eines und desselben Muskels ist das Reizminimum sehr verschieden und im allgemeinen da, wo die Nervenendigungen liegen, am niedrigsten, beim normalen Sartorius des Frosches etwa 10 g-mm (F. B. Hofmann); bei den motorischen Nerven beträgt das Reizminimum weniger als ein Zwanzigstel davon.

d. Die elektrische Reizung der Muskeln und der Nerven.

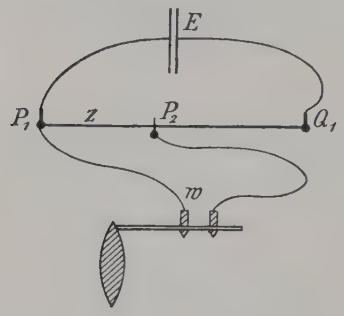
1. Zur Methodik. Diejenigen elektrischen Reize, deren Einwirkung auf die Nerven und Muskeln am häufigsten untersucht ist, sind der konstante Strom und die Induktionsströme.

[1]) Die chemische Reizung ist schon in Kap. II (I, S. 70) besprochen.

Die Stärke eines konstanten Stromes wird in der Regel nach dem Prinzip der Nebenschließung durch das Rheokord abgestuft (DU BOIS-REYMOND).

In der Figur 6 ist E die Stromquelle, deren Pole mit je einem der Enden einer 1—1½ m langen Saite, Rheokord, aus Metalldraht verbunden sind. Bei P_1 wird der Strom zu dem Nerven w abgezweigt und tritt bei P_2 wieder in die Stromleitung ein. Wenn der Widerstand in der Nebenleitung $P_1 P_2$ (= z) im Verhältnis zu dem Widerstand in der Stammleitung und dem abgezweigten Stromkreis sehr klein ist, so ist die Stromstärke im letzteren proportional der Länge der Nebenleitung $P_1 P_2$; sie wird also um so größer, je weiter die Entfernung zwischen P_1 und P_2 ist.

Um den elektrischen Strom dem Nerven oder dem Muskel zuzuführen, sowie um die in tierischen Geweben kreisenden elektrischen Ströme zum Galvanometer abzuleiten, benutzt man überall, wo dies nur tunlich ist, sogen. unpolarisierbare Elektroden. Elektroden aus Metall, z. B. aus Platin, sind bei den hierhergehörigen Versuchen nicht zweckmäßig, teils weil es sehr schwierig ist, zwei Metallstücke zu erhalten, die keine Potentialdifferenz darbieten, teils weil die Berührung der Metallstücke mit den tierischen Geweben außerordentlich leicht eine Potentialdifferenz hervorruft. Hierdurch würden die Nerven usw. von einem den Elektroden entstammenden Strom durchströmt werden, welcher allerdings in vielen Fällen keine Bedeutung hätte, aber bei vielerlei Untersuchungen, vor allem bei der Bestimmung der absoluten Größe der in den Nerven usw. stattfindenden Potentialdifferenz, einen störenden Einfluß ausüben könnte. Hierzu kommt noch, daß bei Anwendung von metallenen Elektroden während der Dauer des Stromschlusses zwischen den Elektroden und den tierischen Geweben eine Polarisation entsteht, welche unter Umständen sehr stark wird und die Ergebnisse in erheblichem Grade trübt.



Figur 6. Schema der Nebenschließung.

Die Entdeckung von JULES REGNAULD, daß Zink in einer konzentrierten Lösung von Zinksulfat keine Polarisation gibt, war daher von einer sehr großen Bedeutung für die Entwicklung der Methodik der allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. Die Lösung darf aber mit den tierischen Geweben nicht in Berührung kommen, denn diese werden durch eine so konzentrierte Flüssigkeit vollkommen zerstört. Der Strom wird daher dem Gewebe durch Modellierton zugeführt, welcher mit 0.7 proz. Kochsalzlösung zu einer plastischen, nur sehr wenig polarisierbaren Masse geknetet ist. Der passend geformte Ton verschmiert ein Glasröhrchen wasserdicht. In dieses Röhrchen wird die Zinksulfatlösung hineingebracht und in die Lösung das gut verquickte Zinkblech, das mit der Elektrizitätsquelle verbunden ist, hineingetaucht. Wenn es gilt, die Reizung oder Ableitung zum Galvanometer sehr scharf zu lokalisieren, wird das Gewebe mittels in 0.7 proz. Kochsalzlösung getauchter wollener Fäden (Seilelektroden) mit dem Modellierton der unpolarisierbaren Elektroden verbunden.

Betreffend die Induktionsapparate sei hier auf die Lehrbücher der Physik hingewiesen.

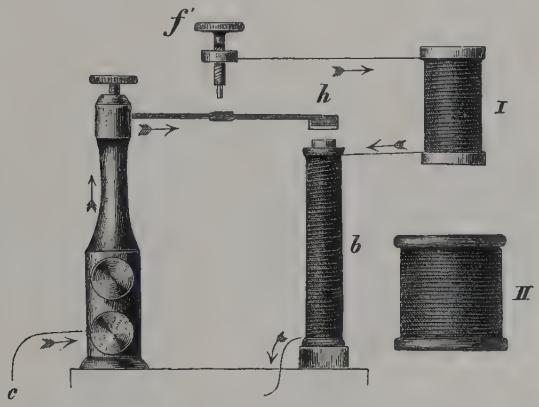
Da die Stärke des induzierten Stromes wesentlich von der Plötzlichkeit abhängt, mit welcher der primäre Strom verändert wird, ist es sehr wichtig, daß die Schließung und Öffnung mit möglichster Gleichmäßigkeit erfolgen. Zu diesem Zwecke hat man mehrere verschiedene Unterbrecher konstruiert, welche hier jedoch nicht beschrieben werden können.

Bei vielen Untersuchungen ist es notwendig, die Reize sehr schnell nacheinander folgen zu lassen. Am häufigsten wird der am Induktorium selbst befestigte Wagnersche

Hammer dazu benutzt (Fig. 7). Der Strom tritt bei *c* ein, geht durch die mit einem Anker versehene Feder *h* und die Schraube *f'* zu der primären Rolle *I*, und von dort durch den Elektromagneten *b* zurück nach der Batterie. Wenn der Strom bei *f'* geschlossen wird, wird *b* magnetisch und zieht die Feder *h* an; der Strom wird dadurch geöffnet, die jetzt vom Elektromagneten losgelassene Feder schließt den Kontakt bei *f'* wieder usw. Die Zahl der solcherart pro Sekunde erhaltenen Unterbrechungen kann durch Verstellung der Schraube *f'* variiert werden.

Der Wagnersche Hammer ist allerdings sehr bequem, die Stärke der dadurch erhaltenen Induktionsschläge aber nicht sonderlich gleichmäßig. Es hat sich deshalb besonders Ludwig darum bemüht, einen Unterbrecher zu konstruieren, welcher gestattet, die Zahl der Unterbrechungen innerhalb der bei physiologischen Versuchen einzuhaltenden Grenzen zu variieren und dabei zugleich die einzelnen Reize ganz gleichmäßig zu erhalten. Auf die Beschreibung dieser Apparate müssen wir jedoch hier verzichten.

Steht der Nerv eines Nerv-Muskelpräparates mit dem einen Ende eines offenen Induktionskreises in Verbindung, und wird entweder der Muskel oder das andere Ende



Figur 7. Vorrichtung, um den primären Strom automatisch und schnell nacheinander zu unterbrechen (Wagnerscher Hammer).

des Kreises nach dem Erdboden hin abgeleitet, so findet jedesmal eine Zuckung statt, wenn der primäre Stromkreis geschlossen oder geöffnet wird. Im Augenblick der Öffnung oder Schließung des primären Stromkreises stellt ein offener Induktionskreis eine offene Säule dar, an deren Enden sich freie Elektrizität befindet. Verbindet man das eine oder beide Enden der sekundären Rolle mit der Erde, so strömt die freie Elektrizität dorthin, und durchströmt sie auf ihrem Wege einen Nerven, so wird dieser dadurch erregt.

Dieselben unipolaren Wirkungen entstehen auch dann, wenn die beiden Enden der Induktionsrolle durch einen Leiter miteinander verbunden sind, sobald dieser Leiter einen sehr großen Widerstand darbietet. In diesem Fall geht ein Teil der freien Elektrizität, statt den Weg durch den Nerven zu nehmen, direkt zur Erde und reizt ganz wie bei dem soeben erwähnten Fall weit entfernte Gewebe. — Um die unipolaren Wirkungen hervortreten zu lassen, ist die Ableitung zur Erde aber durchaus nicht notwendig. Hierzu genügt schon, daß das eine Ende des offenen oder unvollständig geschlossenen Induktionskreises mit einem Leiter von großer Oberfläche leitend verbunden ist. Hier strömt die Elektrizität zum Leiter hinüber, weil sie sich dort mit geringerer Dichte ausbreiten kann. Findet sich nun zwischen dem Induktionskreis und dem Leiter ein Nerv,

so wird dieser gereizt. Dies ist z. B. bei Versuchen an lebenden Tieren der Fall; hier stellt der ganze Tierkörper den Leiter mit großer Oberfläche dar.

Durch diese unipolaren Wirkungen können sehr bedeutende Schwierigkeiten, besonders bei Versuchen an lebenden Tieren entstehen.

Auch in einer anderen Beziehung erfordert die elektrische Reizung besondere Vorsicht. Gesetzt wir bringen an die Oberfläche eines Leiters die beiden Pole *a* und *b* eines elektrischen Stromes. Dann geht nicht die ganze Elektrizitätsmenge den geraden Weg von *a* nach *b*, sondern es breiten sich mehr oder weniger bedeutende Stromzweige über den Leiter aus. Bei einem lebenden Tier können sich solche Stromschleifen sehr leicht auf andere Nerven erstrecken und solcherart zu ganz fehlerhaften Ergebnissen führen. Die Stromschleifen können durch eine sorgfältige Isolierung der Elektroden von dem Körper (z. B. durch eine untergeschobene Kautschukplatte oder durch Aufheben des Nerven in die Luft) vermieden werden.

2. Das allgemeine Gesetz der elektrischen Reizung. Alle diejenigen Einwirkungen, welche ein elektrischer Strom auf einen von ihm durchflossenen Leiter ausübt, sind von seiner Stärke auf die Einheit des Querschnittes, d. h. von seiner Dichte abhängig. Bei einem und demselben Leiter ist natürlich die Dichte direkt proportional zur Stromstärke.

Wenn ein elektrischer Strom einen Nerven oder einen Muskel senkrecht gegen dessen Längsachse durchströmt, so ruft er keine Erregung hervor. Da man nun weiß, daß bei den Nerven und den Muskeln der elektrische Leitungswiderstand in der Querrichtung beträchtlich größer als in der Längsrichtung ist[1]), so könnte man glauben, daß die Unerregbarkeit bei querer Durchströmung von dem größeren Widerstand bedingt sei. Eine nähere Prüfung der hierbei obwaltenden Verhältnisse hat indessen gezeigt, daß diese Deutung nicht richtig ist, sondern daß der Nerv und der Muskel überhaupt nicht durch quergehende Ströme erregt werden können.

Im Jahre 1843 stellte du Bois-Reymond, gestützt auf die Erfahrungen hinsichtlich der elektrischen Reizung der motorischen Nerven, folgendes allgemeine Gesetz der elektrischen Reizung auf: der elektrische Strom wirkt nicht erregend durch seine absolute Dichte, sondern durch die Veränderung derselben von einem Augenblick zum andern, und zwar ist die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Größe vor sich gehen, oder je größer sie in der Zeiteinheit sind. Die bei der Zunahme der Stromdichte auftretende Zuckung heißt Schließungszuckung, die durch Abnahme der Stromdichte ausgelöste Öffnungszuckung.

Dieses Gesetz wurde vor allem durch die Tatsache bewiesen, daß ein durch den Nerven gehender Strom, dessen Stärke nur sehr allmählich gesteigert wird, hohe Werte erreichen kann, ohne eine Muskelzuckung hervorzurufen, während ein viel schwächerer Strom, wenn er plötzlich geschlossen wird, eine maximale Erregung hervorruft. Und auf der anderen Seite kann ein starker Strom, wenn seine Stärke sehr allmählich geschwächt wird, bis auf Null abnehmen, ohne eine Erregung hervorzurufen, während die plötzliche Öffnung desselben oder eines viel schwächeren Stromes von einer starken Zuckung begleitet wird.

[1]) Der Widerstand des Nerven und des Muskels ist auch in der Längsrichtung sehr groß; bei den Nerven etwa $2^1/_2$ millionenmal so groß wie der des Quecksilbers.

Wie oben bemerkt (I, S. 80), hielt man sich für berechtigt, dieses ursprünglich nur für die motorischen Nerven aufgestellte Gesetz auf die Muskeln und überhaupt auf die irritablen Gewebe zu übertragen. Die fortgesetzten Untersuchungen haben indessen ergeben, daß dasselbe keine solche allgemeine Gültigkeit beanspruchen kann, sowie daß es in seiner ganzen Strenge sogar nicht für die motorischen Nerven vollkommen zutrifft.

Unter Umständen wirkt ein durch einen motorischen Nerven geleiteter konstanter Strom nicht allein im Moment der Schließung, sondern während der ganzen Dauer erregend. Dieses findet z. B. bei Froschnerven statt, wenn diese Fröschen entstammen, die eine längere Zeit bei einer Temperatur unter 10° C. aufbewahrt gewesen sind (v. Frey), sowie, bei nicht zu schwachen Strömen, in der Regel bei den Nerven der warmblütigen Tiere. — Wenn ein konstanter Strom lange genug durch den Nerven geströmt ist, so tritt nicht selten statt der einfachen Öffnungszuckung eine Dauerkontraktion, ein sogen. Tetanus (Ritters Öffnungstetanus) auf.

Wenn ein konstanter Strom durch einen zentripetalen Nerven geleitet wird, so hat man die ganze Zeit eine Empfindung davon. Dies könnte allerdings von der Reizung peripherer Endorgane bedingt sein; dieselbe Wirkung ist aber auch dann zu bemerken, wenn diese ganz ausgeschlossen sind (Grützner, Langendorff, Biedermann).

Beim quergestreiften Muskel ist die dauernde Erregung des konstanten Stromes noch deutlicher ausgeprägt. Die Schließungszuckung hat im allgemeinen einen sehr ausgedehnten Verlauf, und nach derselben erreicht der Muskel nicht sofort seine natürliche Länge, sondern es bleibt ein größerer oder geringerer Grad von Verkürzung bestehen, der sich erst im Moment der Öffnung des Stromes rasch und plötzlich ausgleicht, wenn dann keine Öffnungszuckung erscheint (Wundt). Auch ruft der dauernd geschlossene konstante Strom an Muskeln, deren Erregbarkeit durch eine alkalische Salzlösung gesteigert ist, wie bei stärkerem Strom selbst am normalen Muskel eine lange Reihe rhythmischer Kontraktionen hervor (Biedermann).

Ähnliche Erscheinungen können nach der Öffnung des konstanten Stromes auftreten.

Es gibt also so zahlreiche Ausnahmen von dem oben erwähnten Gesetz der Erregung, daß es in seiner ursprünglichen Fassung nicht mehr als ein allgemeines Gesetz gelten kann. Jedenfalls ist aber zu bemerken, daß wenigstens den Muskel betreffend die Fortpflanzung der Erregung auf längere Strecken nur dann stattzufinden scheint, wenn die Veränderungen an der Stelle der direkten Reizung plötzlich einen entsprechend hohen Grad erreichen. Auch hängen die Wirkungen der elektrischen Reizung wesentlich von der Beschaffenheit des irritablen Gewebes ab und zwar so, daß die sichtbaren Erscheinungen der Dauererregung um so mehr zurücktreten, die erregenden Wirkungen der Stromschwankungen sich um so mehr geltend machen, je rascher beweglich die reizbare Substanz ist (Biedermann).

Da auch der Induktionsstrom einen aufsteigenden und einen absteigenden Teil hat, liegt die Frage nahe, inwiefern hier das Verschwinden des Stromes wie beim konstanten Strom reizend wirken kann. Dies scheint in der Tat der Fall zu sein. Wenn man nämlich einen Nerven mit immer zunehmender Stärke des Induktionsstromes reizt, so kommt man bald zu einer Reizstärke, bei welcher die Zuckungen maximal sind, d. h. die fortgesetzte Steigerung der Stromstärke hat zunächst keine Zunahme der Zuckungshöhe mehr zur Folge. Setzt man aber die Reizung mit immer

zunehmender Stärke ruhig fort, so beobachtet man, wie die Muskelzuckungen plötzlich eine neue Zunahme darbieten (Fick). Diese „übermaximalen Zuckungen" verdanken ihr Entstehen gerade der beim Verschwinden des Induktionsstromes entstehenden Reizung. Die durch diese Reizung ausgelöste Zuckung tritt aber so schnell nach der beim Entstehen des Induktionsstromes hervorgerufenen auf, daß der Muskel nicht vorher die Zeit hat zu erschlaffen, und die Wirkung des zweiten Reizes macht sich daher nur in der Weise geltend, daß er den Muskel zu einer verstärkten Kontraktion anspornt (vgl. sub e). Daß sie ihr Entstehen einer doppelten Reizung verdanken, wird dadurch bewiesen, daß sie von einem doppelten Aktionsstrom begleitet werden (Ishimori).

In bezug auf die reizenden Wirkungen des elektrischen Stromes gilt ferner für alle irritablen Gewebe, daß die Schließungsdauer des Stromes nicht zu kurz sein darf, wenn eine Erregung ausgelöst werden soll. Je mehr ceteris paribus die Schließungsdauer verkürzt wird, um so geringer wird die Wirkung, bis sie endlich ganz ausbleibt. Die Länge der zur maximalen Wirkung notwendigen Schließungsdauer ist vor allem von der Stromstärke abhängig. Je geringer die Stromstärke, um so größer muß die zur Erzielung einer maximalen Wirkung notwendige Schließungsdauer sein.

Ein konstanter Strom braucht beim Dauerschluß nur eine Stärke von 0.0006 Milliampère zu haben, um als Nervenreiz zu wirken. Ein Strom von 0.08 Volt ruft bei einer Schließungsdauer von etwa 0.0012 Sekunde eine Reizung der Nerven hervor; bei 0.8 Volt genügt dazu aber eine Zeit von nur etwa 0.00002 Sekunde (Gildemeister und O. Weiss), und Teslaströme von 10 Milliampère können noch bei einer Schließungsdauer von weniger als 0.000001 Sekunde den Nerven erregen.

In einem nahen Zusammenhang hiermit steht die Frage nach dem Einfluß der Steilheit der zur Reizung angewandten Stromschwankungen. Bei den bis jetzt besprochenen Versuchen ist der Strom in seiner vollen Stärke plötzlich geschlossen worden. Man kann aber den Versuch auch so einrichten, daß der Strom erst innerhalb einer genau gemessenen Zeit seinen vollen Wert erreicht, wie z. B. wenn der Läufer des Rheokordes mit einer gewissen Geschwindigkeit von seiner Nulllage auswärts bewegt wird. Besondere Apparate, welche von v. Fleischl, v. Kries und anderen angegeben sind, gestatten es, diese Stromschwankungen direkt proportional zur Zeit zu machen; bei diesen „Zeitreizen" nimmt also der durch den Nerven gehende Stromzweig in jedem Zeitdifferential um dieselbe Größe zu. Wenn der Anstieg nur sehr kurze Zeit, etwa $^1/_{3000}$ Sekunde, dauert, so ist die Wirkung des Zeitreizes ebenso groß als bei momentaner Schließung des gleichen Stromes. Sonst ist der Zeitreiz bei geringer Intensität des Stromes weniger, bei größerer Stromstärke aber stärker wirksam als die momentane Schließung (Gildemeister). Je langsamer der Strom ansteigt, um so größer muß die zum Hervorrufen einer minimalen Zuckung notwendige Stärke des Stromes sein (Lucas). Unter dem Einfluß der Zeitreize verlaufen die Zuckungen merklich gedehnter, und die Nerven und Muskeln können dadurch in einen viel längeren Erregungszustand als durch die momentanen Reize versetzt werden (v. Kries). Dieses Verhalten hat eine große Rolle bei der theoretischen Deutung der willkürlichen Muskelkontraktion gespielt.

Auch die Art der irritablen Gewebe hat bezüglich der Einwirkung der Schließungsdauer eine sehr große Bedeutung: je langsamer sie reagieren, um so länger muß die Reizdauer sein, um eine sichtbare Wirkung hervorzurufen.

Ein einzelner Öffnungsinduktionsschlag, der für den Nerven einen so kräftigen Reiz darstellt, vermag es nur schwierig, die sehr trägen glatten Muskeln in Tätigkeit zu versetzen. Bei gewissen Stadien der Entartung zeigen die Skelettmuskeln gegen kurzdauernde Ströme eine sehr verminderte oder gänzlich aufgehobene Empfindlichkeit, während ihre Erregbarkeit für den konstanten Strom völlig erhalten, ja sogar gesteigert ist (Entartungsreaktion, Erb). Bei den sich schnell kontrahierenden Froschmuskeln ist bei Reizung vom Nerven aus der schneller verlaufende Öffnungsinduktionsstrom ein stärkerer Reiz als der langsamer verlaufende Schließungsinduktionsstrom. Von einer gewissen Stärke an ist dagegen beim Nervmuskelpräparat der Kröte, dessen Kontraktionsverlauf viel langsamer ist, der Schließungsinduktionsstrom kräftiger wirksam als der Öffnungsinduktionsstrom; bei geringerer Reizstärke, in der Nähe des minimalen Reizes, ist indessen auch bei der Kröte dieser der wirksamere (Gildemeister).

3. Das Zuckungsgesetz. Die erregenden Wirkungen des konstanten elektrischen Stromes auf den Nerven sind nicht allein von der Stärke, sondern auch von der Richtung des Stromes wesentlich abhängig. Wenn der Strom schwach ist, so ruft er überhaupt nur bei seiner Schließung eine Zuckung hervor, gleichgültig in welcher Richtung er durch den Nerven strömt. Wird die Stromstärke gesteigert (mittelstarker Strom), so erscheinen Zuckungen auch bei der Öffnung des Stromes, und die Öffnungszuckungen stellen sich unabhängig von der Stromrichtung ein, jedoch lange nicht immer bei einer und derselben Stromstärke. Wird die Stromstärke noch mehr gesteigert (starker Strom), so findet man, daß beim aufsteigenden Strome die Schließungszuckung allmählich immer kleiner wird, bis sie endlich verschwindet, während die Öffnungszuckung ihre maximale Größe behält. Bei absteigendem Strom dagegen verbleiben die Schließungszuckungen maximal, wie hoch auch die Stromstärke gesteigert wird; dagegen nimmt die Öffnungszuckung bei zunehmender Stromstärke immer mehr, nicht selten bis auf Null ab. Doch findet dies durchaus nicht bei derjenigen Stromstärke statt, bei welcher die Schließungszuckung beim aufsteigenden Strom verschwindet. Zuweilen verschwindet die Öffnungszuckung bei absteigendem Strom gar nicht, sondern erhält sich auf einem gewissen minimalen Werte.

Diese Erfahrungen lassen sich in folgendes Schema als Pflügers Zuckungsgesetz zusammenfassen:

Stromstärke		Aufsteigender Strom	Absteigender Strom
Schwach	Schließung	Zuckung	Zuckung
	Öffnung	Ruhe	Ruhe
Mittelstark	Schließung	Zuckung	Zuckung
	Öffnung	Zuckung	Zuckung
Stark	Schließung	Ruhe	Zuckung
	Öffnung	Zuckung	Ruhe oder schwache Zuckung.

Wenn hier von einem schwachen, mittelstarken und starken Strom gesprochen wird, so will dies in bezug auf die absolute Stärke des Stromes gar nichts sagen, sondern

Figur 8. Schließungs- und Öffnungszuckungen. Von rechts nach links zu lesen. Die untere Kurve markiert die Zeit des Stromschlusses, und zwar wird der Strom beim Hinuntergehen der Kurve geschlossen. Aus der Kurve ist unter anderem ersichtlich, wie die Öffnungszuckungen hinsichtlich ihres Hervortretens und ihrer Größe durch die Dauer des Stromschlusses beeinflußt werden.

nur die Art und Weise bezeichnen, in welcher das vorhandene Nervmuskelpräparat bei Veränderungen der Stromstärke reagiert.

Die Eigentümlichkeiten, welche im Zuckungsgesetz ihren Ausdruck finden, sind davon bedingt, daß der konstante Strom nicht auf die ganze intrapolare Strecke erregend wirkt, sondern es geht vielmehr die Erregung bei der Schließung des Stromes von der Kathode und bei der Öffnung des Stromes von der Anode aus (Pflüger).

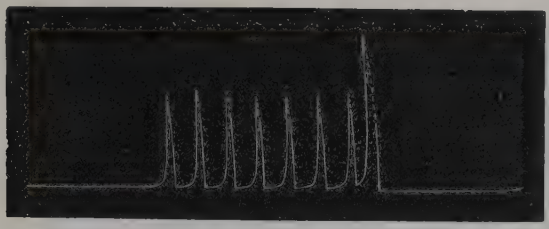
Dieses polare Erregungsgesetz geht aus folgenden Erfahrungen hervor. Wenn man bei Reizung mittels eines konstanten Stromes die Elektroden möglichst weit voneinander auf den Nerven legt und sowohl bei aufsteigendem, als bei absteigendem Strom die Latenzdauer der Schließungszuckung in der schon besprochenen Weise bestimmt, so findet man, daß die Latenzdauer beim absteigenden Strome kürzer als beim aufsteigenden Strome ist (v. Bezold). Beim absteigenden Strome ist die Kathode dem Muskel näher als beim aufsteigenden Strome: die von dieser ausgehende Erregung hat also in jenem Falle eine kürzere Nervenstrecke als in diesem zu durchlaufen. Wenn man aus den betreffenden Zeitbestimmungen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung berechnet, so stellt sie sich beträchtlich geringer, als wenn sie in der früher dargestellten Weise durch Reizung des Nerven mit Induktionsströmen oben und unten bestimmt wird. Die Erregung bei einem aufsteigenden Strom erfährt also bei ihrer Fortpflanzung durch den Nerven irgendwelche Hemmung. Diese Hemmung liegt an der Anode und schwankt hinsichtlich ihrer Stärke beträchtlich, je nach der Stärke des erregenden Stromes. Wenn der Strom schwach oder mittelstark ist, so ist die bei der Schließung des Stromes an der Kathode stattfindende Erregung stärker als die Hemmung an der Anode. Bei starken Strömen wird aber die Hemmung an der Anode stärker als die Erregung an der Kathode.

In entsprechender Weise zeigt es sich bei der Öffnung des Stromes, daß die Erregung von der Anode ausgeht, während bei der Kathode eine Hemmung stattfindet, die allmählich verklingt.

Die oben (II, S. 16) erwähnte Tatsache, daß ein elektrischer Strom von einer gewissen Stärke nur dann eine Erregung auslöst, wenn seine Dauer nicht zu kurz ist, ließe sich nach Lucas möglicherweise durch eine Interferenz zwischen der beim Stromschluß an der Kathode stattfindenden Reizung und der daselbst bei der Öffnung erscheinenden Hemmung erklären. Auch findet man,

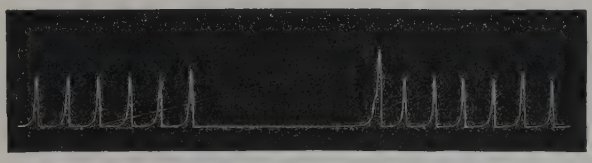
wenn ein durch den Nerven gehender Strom für eine sehr kurze Zeit geöffnet und dann wieder geschlossen wird, daß dessen zur Auslösung einer minimalen Erregung notwendige Stärke desto größer sein muß, je kürzer das betreffende Intervall, d. h. je kräftiger die im Augenblick der neuen Schließung an der Kathode vorhandene Hemmung noch ist.

Wenn ein elektrischer Strom durch einen Nerven geht, ruft er in diesem einen in entgegengesetzter Richtung gehenden Strom, den Polarisationsstrom, hervor, welcher, sobald jener Strom geöffnet wird, in seiner vollen Stärke erscheint. Alles,



Figur 9A. Erregbarkeitsveränderungen in der Nähe der Kathode. Der Nerv wird in einem bestimmten Rhythmus mit unterminimaler Reizstärke gereizt. Sobald nun der konstante Strom geschlossen wird (bei der hohen Zuckung rechts), rufen die bisher unwirksamen Reize starke Zuckungen hervor, welche nach der Öffnung des Stromes wieder verschwinden. Von rechts nach links zu lesen.

was den Polarisationsstrom verstärkt, begünstigt auch das Auftreten der Öffnungszuckung. Wie jener, so ist auch die Öffnungszuckung von der Schließungsdauer abhängig und zwar in der Weise, daß sie bei einer und derselben Stromstärke um so leichter erscheint, je länger der Strom geschlossen gewesen ist. Wenn ein konstanter Strom in regelmäßigem Rhythmus geschlossen und geöffnet wird, so werden die Öffnungszuckungen, wie auch der Polarisationsstrom allmählich immer größer (vgl. Fig. 8). Da nun die Kathode des Polarisationsstromes mit der Anode des reizenden Stromes zusammenfällt, hat man die Ansicht ausgesprochen, daß die Öffnungszuckung nichts anderes sei als eine durch den Polarisationsstrom hervorgerufene Schließungszuckung. Gegen diese Ansicht läßt sich unter anderem einwenden, daß eine

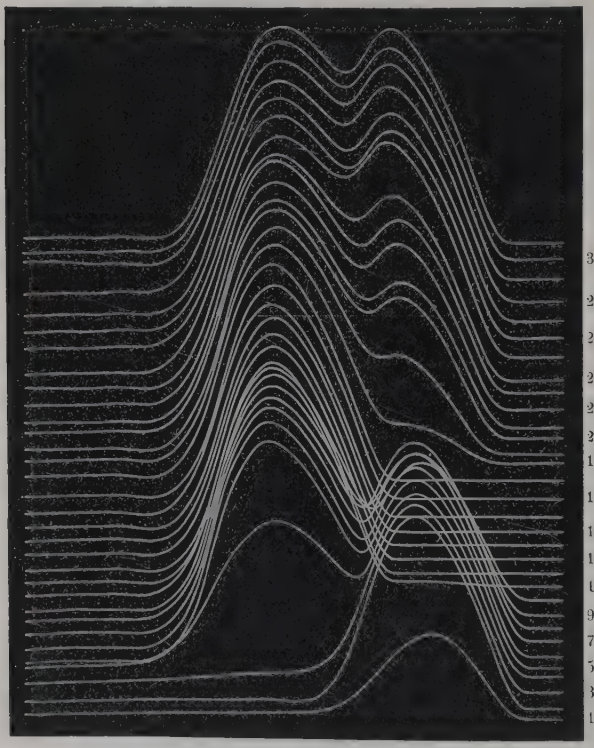


Figur 9B. Erregbarkeitsveränderungen in der Nähe der Anode. Die in einem bestimmten Rhythmus folgenden Reize rufen an und für sich die Zuckungen rechts und links hervor. In der Mitte der Kurve ist der konstante Strom geschlossen: da erscheinen keine Zuckungen. Von rechts nach links zu lesen.

Öffnungszuckung auch in dem Falle erscheinen kann, wenn der reizende Strom nicht auf Null, sondern auf einen endlichen Wert herabsinkt. Dies stellt indessen keinen Beweis gegen die betreffende Ansicht dar, denn die bei der Polarisation im Tierkörper entwickelten Gegenkräfte sind, wie die Versuche Gildemeisters am ganzen Frosch erwiesen haben, sehr groß.

Das polare Gesetz der Erregung wurde von Pflüger hauptsächlich auf Grund der von einem konstanten Strom in den Nerven bewirkten Erregbarkeitsveränderungen abstrahiert. Die Erregbarkeit eines Nerven, der von einem konstanten Strom durchflossen ist, verändert sich

nämlich in folgender Weise. Während des Stromschlusses ist die Erregbarkeit des Nerven an beiden Seiten der Kathode erhöht und an beiden Seiten der Anode herabgesetzt. Diese Veränderungen treten nach Schließung des Stromes augenblicklich (innerhalb höchstens 0.00007 Sek.) ein. In der intrapolaren Strecke findet sich ein Indifferenzpunkt, wo die Erregbarkeit des Nerven unverändert ist. Mit zunehmender Stärke des konstanten Stromes wandert der Indifferenzpunkt von der Anode gegen die Kathode, und zu gleicher Zeit erstrecken sich die extrapolaren Erregbarkeitsveränderungen über immer größere Abschnitte des Nerven.



Figur 10. Reizung des Nerven mit aufsteigenden Schließungs- und absteigenden Öffnungsinduktionsströmen und von unten nach oben zunehmender Stärke. Von rechts nach links zu lesen. Die erste Zuckung in jedem Paare ist durch den aufsteigenden Schließungsinduktionsstrom, die zweite durch den absteigenden Öffnungsinduktionsstrom erhalten. In der Reihe der letzteren findet sich keine „Lücke".

Auch während der ersten Zeit nach der Öffnung des Stromes zeigen sich Erregbarkeitsveränderungen, diese sind aber denjenigen während des Stromschlusses gerade entgegengesetzt: also an der Kathode eine herabgesetzte, an der Anode eine erhöhte Erregbarkeit.

Die Erregbarkeitsveränderungen können in folgender Weise untersucht werden. Man reizt den Nerven mit einem Reiz von konstanter Stärke in bestimmtem Rhythmus, z. B. eine Reizung in der Sekunde, und registriert die dadurch ausgelösten Muskelzuckungen in gewöhnlicher Weise. Nun wird, während die Reizung in dem bestimmten Rhythmus fortgesetzt wird, der konstante Strom geschlossen: befindet sich die gereizte Stelle in der Nähe der Kathode, so werden die Zuckungen mit einemmal größer; liegt sie in der Nähe der Anode, so nehmen die Zuckungen mehr oder weniger ab, oder sie verschwinden vollständig (vgl. Fig. 9 A u. B). Wird der Strom geöffnet, so werden bei Reizung an der Kathode die Zuckungen kleiner, bei Reizung an der Anode dagegen größer.

Die Zunahme der Erregbarkeit an der Kathode nimmt während des Stromschlusses bald ab und geht in einen Zustand herabgesetzter Erregbarkeit über. Diese depressive Kathodenwirkung stellt, wie Biedermann bemerkt, sehr wahrscheinlich den Ausdruck einer lokalen Ermüdung des Nerven dar.

Durch das polare Erregungsgesetz lassen sich die im Zuckungsgesetz zusammengefaßten Erscheinungen ohne Schwierigkeit erklären. Schwache Ströme rufen nur eine Schließungszuckung hervor, diese erscheint aber bei jeder Richtung des Stromes. Die Hemmung an der Anode ist schwächer als die Erregung an der Kathode, daher überwindet letztere bei aufsteigendem Strom die anodische Hemmung. Die von dem Strom in den Nerven erzeugten Veränderungen, welche die Öffnungserregung bewirken, sind noch zu schwach, um eine Öffnungszuckung hervorzurufen. Wie aus Versuchen, wo die eine Elektrode an den Nerven, die andere an das Ende des Muskels angelegt war, hervorgeht, liegt das absolute Reizminimum für die motorischen Nerven beim aufsteigenden Strome niedriger als beim absteigenden; die kräftigere Wirkung wird also von dem Strom ausgeübt, der die negativen Ionen in der Richtung der natürlichen Leitung fortbewegt (Göthlin). — Bei mittelstarken Strömen begegnen wir zwischen der Erregung an der Kathode und der Hemmung an der Anode demselben gegenseitigen Verhältnis wie bei den schwachen Strömen. Dagegen ist die Öffnungserregung stärker geworden, so daß nun auch Öffnungszuckungen erscheinen. — Die starken Ströme sind vor allem dadurch gekennzeichnet, daß während des Stromschlusses die anodische Hemmung stärker ist als die kathodische Erregung, und umgekehrt beim Öffnen des Stromes. Infolgedessen kann beim aufsteigenden Strome die an der Kathode ausgelöste Erregung die Hemmung an der Anode nicht durchbrechen: die Schließungszuckung fällt daher aus. Bei der Öffnung eines absteigenden Stromes findet ein ganz entsprechendes Verhalten statt — entweder bleibt die Öffnungszuckung aus, oder sie erscheint mehr oder weniger vermindert.

Figur 11. Schematische Darstellung der bei Applikation zweier Elektroden an einem Nerven sich ergebenden Stromrichtungen, nach de Watteville.

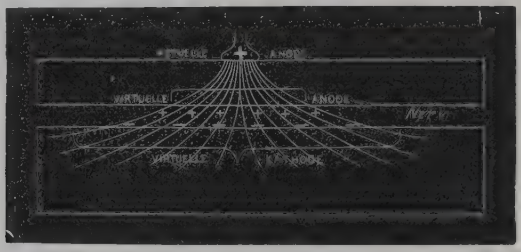
Für die Induktionsströme gelten ganz dieselben Gesetze wie für den konstanten Strom. Auch sie reizen bei ihrem Entstehen an der Kathode und üben bei ihrer Anode eine Hemmung aus. Wenn sie genügend stark sind, wirken sie auch bei ihrem Verschwinden reizend, und zwar geht dabei die Erregung von der Anode aus.

Die Tatsache, daß die Induktionsströme bei ihrer Anode eine Hemmung ausüben, wird durch folgende Erfahrungen nachgewiesen. Wenn man einen Nerven mit aufsteigenden Induktionsströmen reizt und zwar so, daß man, mit ganz schwachen beginnend, die Stärke der Reizung allmählich steigert, so nimmt die Zuckungshöhe zuerst zu, dann aber ab, und bei einer gewissen Stromstärke bleibt der Muskel ruhen (Fig. 10: Zuckung 11—18). Wird die Reizstärke noch mehr erhöht, so treten wieder Zuckungen hervor, die anfangs schwach sind (Zuckung 19, 20), allmählich aber immer stärker werden, bis sie schließlich übermaximal werden können. Bei zunehmender Stärke haben wir also in der Reihe der ausgelösten Zuckungen eine Lücke (Fick).

Diese, welche nur bei aufsteigenden Induktionsströmen beobachtet wird, stellt das Resultat einer Hemmung an der Anode des Induktionsstromes dar, und das Ausbleiben der Zuckungen ist also das vollständige Analogon der entsprechenden Erscheinung bei einem starken aufsteigenden konstanten Strom. Die nach der Lücke erscheinenden, allmählich an Größe zunehmenden Zuckungen sind wesentlich durch die beim Verschwinden des Induktionsstromes stattfindende Reizung hervorgerufen und sind also als eine Art von Öffnungszuckungen aufzufassen. Eine nähere Erörterung ihrer Natur würde uns aber zu weit führen.

Die durch den elektrischen Strom hervorgerufenen erregenden und erregbarkeitverändernden Wirkungen folgen bei den Nerven des Menschen ganz denselben Gesetzen wie beim ausgeschnittenen Froschnerven (Waller und de Watteville).

Bei Versuchen am lebenden Menschen kann man natürlich nicht die Elektroden an dem Nerven selbst, sondern nur an der Haut anbringen; der Nerv wird erregt durch die Stromschlingen, die ihn dann durchsetzen. Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß die Dichte des durch den Nerven gehenden Stromzweiges um so größer sein wird, je



Figur 12. Schema zur Darstellung der Ein- und Austrittsstelle des Stromes in einem Nerven, welcher perkutan mit einer Elektrode erregt wird, nach de Watteville.

näher der gereizte Nerv an der Haut liegt, und bei Reizungsversuchen am Menschen, wie sie oft zu therapeutischem Zwecke ausgeführt werden, legt man daher die Elekroden an solchen Hautstellen an, wo der betreffende Nerv möglichst nahe der Haut verläuft.

Im Nerven liegt natürlich die Anode da, wo der Strom in den Nerven hineintritt, die Kathode da, wo er aus ihm heraustritt. Wenn die beiden Pole des Stromes an der Haut über dem Nerven angelegt werden sollten, so würden fast an jeder Stelle der durchlaufenen Nervenstrecke Anoden und Kathoden vorhanden sein (vgl. Fig. 11), und durch einen solchen Versuch könnten selbstverständlich die erregenden und erregbarkeitverändernden Wirkungen des elektrischen Stromes nicht untersucht werden. Statt dessen benutzt man die monopolare Methode, indem man den Strom zu dem Körper mittels zweier Elektroden leitet, von welchen die eine ziemlich groß (12×6 cm) ist, die andere klein, von etwa 0.5—2.0 cm Durchmesser. Die große Elektrode wird auf der Brust, die kleine Elektrode auf dem zu prüfenden motorischen Punkt angebracht. Gesetzt die große Elektrode sei die Anode: dann tritt der Strom mit einer verhältnismäßig geringen Dichte in den Körper ein, verbreitet sich mit noch geringerer Dichte durch den ganzen Körper, um sich endlich mit größerer Dichte an der Kathode zu sammeln. Da nun die Wirkungen des Stromes von dessen Dichte abhängig sind, so folgt, daß, bei Strömen von mäßiger Stärke, dieselben nur an der kleinen Elektrode erscheinen müssen, und wir haben daher die hier stattfindende Stromverzweigung zu berücksichtigen. Von den Stromfäden, welche von allen Teilen des Körpers dorthin gelangen, gehen einige durch den Nerven. Die Kathode des Stromes im Nerven liegt dort, wo diese Stromfäden aus ihm heraus-

treten, und wenn die kleine Elektrode, wie hier angenommen, die Kathode ist, hat der Strom ceteris paribus die größte mögliche Dichte. Wird die Stromrichtung verändert, so daß der Strom durch die kleine Elektrode dem Körper zugeführt wird, so bilden wie vorher die Stellen, wo die Stromfäden aus dem Nerven heraustreten, die Kathode, die Stromdichte ist aber jetzt geringer als im ersten Falle (Fig. 12).

Auch für den Muskel ist das polare Gesetz der Erregung und zwar sowohl bei konstanten als bei Induktionsströmen gültig (v. Bezold, Engelmann, Biedermann).

Einen sehr instruktiven Beweis für diese Tatsachen besitzen wir in dem von Biedermann und Engelmann entdeckten „polaren Versagen" der Reizung. Wenn man nämlich das eine Ende eines kurarisierten Froschsartorius abtötet oder stark narkotisiert und die Kathode an diese Stelle appliziert, so bleibt der Muskel bei Schließung des Stromes ruhen. Die normale Muskelsubstanz wird also nicht bei Schließung eines Stromes gereizt, der aus ihr in die abgetötete oder gelähmte Muskelsubstanz übertritt, und das bloße Hindurchgehen eines Stromes genügt nicht, um die Zuckung auszulösen (Locke und Szymanowski). Entsprechende Erscheinungen zeigen sich bei der Öffnung des Stromes, wenn die Anode an die verletzte Stelle angelegt ist.

e. Die Wirkung schnell nacheinander folgender Reize.

Wenn ein Nerv oder ein Muskel von zwei nacheinander folgenden Reizen getroffen wird und die Reizfolge so schnell ist, daß die von dem ersten Reiz ausgelöste Tätigkeit noch nicht zu Ende ist, wenn der folgende Reiz wirksam wird, so wird die nach dem ersten Reize sonst auftretende Erschlaffung des Muskels aufgehoben, und die Wirkung des zweiten Reizes addiert sich zu der der ersten, so daß die Kontraktion des Muskels jetzt größer wird, als sie in der Regel durch einen einzigen Reiz werden kann. Nur wenn der Muskel äußerst schwach belastet wird, zieht er sich bei Einzelreizen ebenso stark als bei schnell wiederholter Reizung zusammen (v. Frey).

Damit eine Summation erscheine, dürfen die einzelnen Reize nicht zu schnell nacheinander folgen. Das hierbei stattfindende kleinste Intervall ist bei dem gleichen Präparat von der Temperatur und der Stärke der Reize abhängig, für die motorischen Nerven des Frosches kann es bei gewöhnlicher Zimmertemperatur auf etwa 0.001 bis 0.0005 Sekunde und für die Skelettmuskeln auf etwa das Doppelte geschätzt werden. Die Muskelsubstanz gewinnt also ihre Erregbarkeit für die vom Nerven aus kommenden Reize viel früher als für direkte Reizung. Auch bei dem Nerven und den Skelettmuskeln haben wir also, ganz wie beim Herzen (vgl. I, S. 258), eine unerregbare Periode.

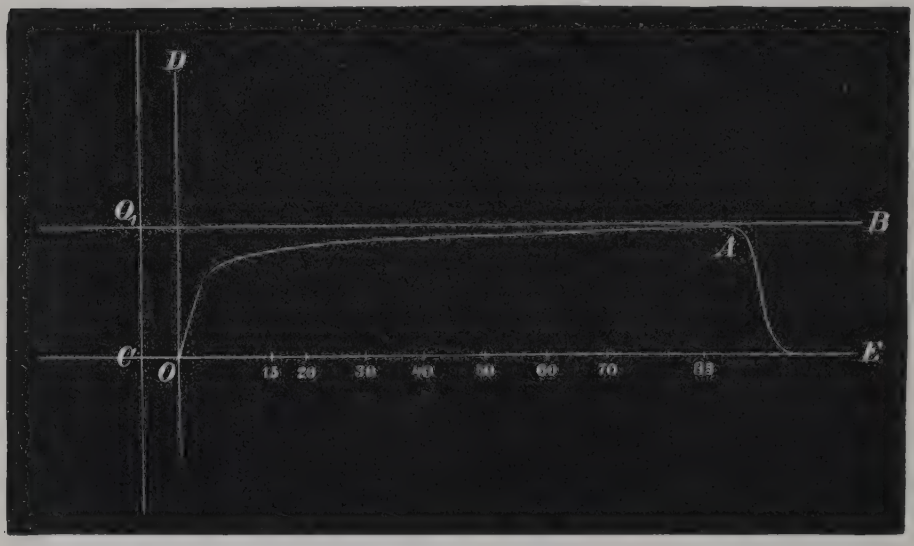
Das Vorhandensein der refraktären Periode beim Muskel gibt auch die Erklärung der Tatsache, daß zwei maximale Erregungswellen, die von den Enden eines Muskels ausgelöst werden und sich in dessen Mitte begegnen, keine Summationserscheinung darbieten, sondern vielmehr erlöschen, denn der in der maximalen Einzelerregung repräsentierte Leitungsreiz reicht nicht aus, die von ihm selbst oder einem gleichen Leitungsreiz geschaffene refraktäre Phase zu durchbrechen (Dittler, P. Hoffmann).

Bei den summierten Kontraktionen erscheint der Gipfel der zweiten Kontraktion früher, als erwartet werden müßte, wenn die von dem zweiten Reiz herrührende Verkürzung genau den gleichen Verlauf hätte wie die erste (v. Kries). Nach dem Verhalten des Aktionsstromes zu urteilen, ist die Latenzdauer der zweiten Kontraktion, bei kurzer Zeitdistanz zwischen den beiden Reizen, nicht unwesentlich verlängert und

nähert sich immer mehr der normalen, je später der zweite Reiz eintrifft (Samojloff, Lucas); nach Fick würde sie endlich kürzer als die Latenzdauer der vom ersten Reiz ausgelösten Zuckung werden.

Wenn mehr als zwei Reize den Nerven, bzw. Muskel in zweckentsprechenden Intervallen treffen, so wird die Zusammenziehung des Muskels noch größer; die Kurve seines Kontraktionsverlaufes ist vollkommen kontinuierlich und zeigt keine singularen Punkte (vgl. Fig. 13). Diese Kontraktionsform des Muskels heißt Tetanus und stellt, bei gewissen unermüdeten Muskeln wenigstens, eine gleichseitige zu den Asymptoten hingeführte Hyperbel dar (Bohr).

Der kontinuierliche Tetanus erscheint nur in dem Falle, wenn die Reize so schnell nacheinander folgen, daß ihr Intervall kürzer ist als die Dauer der Zuckung bis zu



Figur 13. Tetanuskurve vom Froschgastrocnemius, nach Bohr. 27 Reizungen pro Sekunde.

maximaler Verkürzung. Also ist die hierzu notwendige Frequenz vor allem von dem zeitlichen Verlauf der Kontraktion desselben Muskels bei Einzelreizung abhängig: je schneller die Einzelzuckung verläuft, um so frequenter muß die Reizung sein, um einen vollständigen Tetanus hervorzurufen. Dies geht z. B. aus dem Verhalten der vorwiegend aus roten oder weißen Fasern gebauten Muskeln warmblütiger Tiere sehr schön hervor. Der rote M. soleus des Kaninchens verfällt bei 10 Reizen pro Sekunde fast in vollkommenen Tetanus, während der weiße M. gastrocnemius med. bei derselben Reizfrequenz mit deutlich hervortretenden, obgleich von einer gewissen Höhe oberhalb der Abszisse ausgehenden Einzelzuckungen reagiert. Eine Reizfrequenz von 6 pro Sekunde gestattet dem weißen Muskel fast vollkommene Wiederausdehnungen zur Ruhelage, während der rote zitternd, hoch kontrahiert bleibt (Ranvier, Kronecker und Stirling; vgl. Fig. 14 und oben S. 10).

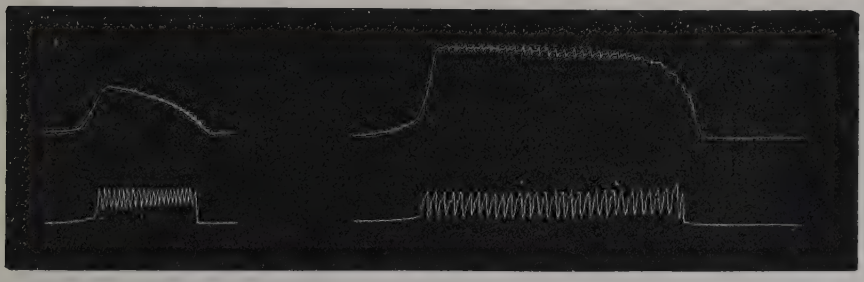
Alles, was den Zuckungsverlauf eines Muskels träger macht, setzt auch die zum Herstellen eines vollständigen Tetanus notwendige Reizfrequenz herab. So wird der ermüdete Muskel, dessen Zuckung träger ist als die des unermüdeten, bei geringerer Reizfrequenz als dieser in Tetanus versetzt; ebenso wird bei Zeitreizen (vgl. II, S. 16)

Tetanus bei geringerer Frequenz als bei Momentanreizung erzielt, desgleichen unter Einwirkung hypertonischer Lösungen, wo insbesondere der absteigende Teil der Muskelzuckung sehr ausgezogen ist; usw.

Je mehr man von derjenigen Reizfrequenz herabgeht, bei welcher der Muskel gerade in Tetanus gerät, um so distinkter stellen sich die von jeder einzelnen Reizung hervorgerufenen Kontraktionen dar, bis endlich, von einer gewissen Frequenz an, gar keine Summation mehr erfolgt, sondern die einzelnen Zuckungen isoliert für sich auftreten.

Wir haben also alle Übergänge zwischen den isolierten Einzelzuckungen und dem vollkommenen Tetanus. Schon darum liegt die Annahme sehr nahe, daß der Tetanus, trotz des kontinuierlichen Verlaufes seiner graphischen Aufzeichnung, in der Tat einen diskontinuierlichen Vorgang darstellt, was durch die dabei auftretenden elektrischen Stromvariationen vollends bewiesen wird (vgl. II, S. 28).

Nach dem oben Ausgeführten müssen bei einer so hohen Frequenz der Reize, daß das Intervall zwischen je zwei Reizen kürzer als etwa 0.0005 Sekunde (Frequenz größer als 2000 pro Sekunde) wird, alle diejenigen Reize wirkungslos sein, welche



A B

Figur 14. Tetanuskurven der weißen (untere Linie) und der roten Muskeln (obere Linie) des Kaninchens, nach Kronecker und Stirling. Von rechts nach links zu lesen.
A, Reizintervall $^1/_{10}$ Sekunde. B, Reizintervall $^1/_6$ Sekunde.

während der unerregbaren Periode stattfinden. Wenn also die Frequenz der Reize z. B. 10000 pro Sekunde beträgt, so wird nur jeder fünfte Reiz eine Erregung auslösen, die übrigen aber werden keine erregende Wirkung entfalten.

Es wäre indes nicht undenkbar, daß dessenungeachtet der Nerv durch die sehr frequenten Reize in irgendeiner Weise alteriert würde, und daß daher ein Tetanus nur bis zu einer gewissen oberen Grenze der Reizfrequenz erzielt werden könnte. Diese Frage ist seinerzeit ziemlich lebhaft erörtert worden. Nunmehr dürfte sie endgültig entschieden sein, und zwar in der Richtung, daß der Tetanus auch dann erscheint, wenn der Nerv durch Wechselströme (Teslaströme) von ungefähr einer Million Perioden pro Sekunde getroffen wird (Einthoven), was indessen nicht hindert, daß bei frequenten Reizen unter Umständen nur eine einfache Zuckung (Anfangszuckung, Bernstein) erscheint.

Betreffend den Einfluß der Frequenz und der Stärke der Reizung auf den Tetanus sei noch folgendes bemerkt. Tetanisiert man einen Muskel vom Nerven aus mit starken Induktionsströmen, so erschlafft er schnell, kann aber unmittelbar, einfach durch Abschwächung des Stromes bis zu einem gewissen Grade, aufs neue in einen starken Tetanus übergeführt werden. Dieselben Erscheinungen lassen sich auch durch einen plötzlichen Wechsel der Reizungsfrequenz erreichen: bei größerer Frequenz sinkt der Tetanus herab, um bei unmittelbarer Verminderung der Frequenz wieder anzusteigen

(Wedensky). Die theoretische Bedeutung dieser Beobachtungen kann hier nicht erörtert werden.

Bedeutungsvoll für die Auffassung der im Muskel beim Tetanus stattfindenden Vorgänge ist der Umstand, daß bei künstlicher Unterstützung des Muskels, d. h. wenn er die Belastung erst dann angreift, nachdem er sich ziemlich viel verkürzt hat, die Verkürzung bei einzelner Reizung dieselbe Höhe als beim Tetanus erreicht (v. Frey). Man könnte daher sagen, daß der Muskel im Tetanus sich deshalb so vollkommen zusammenzieht, weil er sich gewissermaßen selbst in sich unterstützt und trägt. Hierbei scheinen die trägen, aber kräftigen roten Muskelfasern vor allem bedeutungsvoll zu sein. Der Tetanus bleibt so lange zitternd, als sich auf die Zusammenziehung der roten Muskelteile noch die Zuckungen der weißen aufsetzen können. Haben aber die roten Fasern sich bis auf ihren Höhepunkt verkürzt, so ist der Muskel im ganzen so kurz, daß die zupfenden Bewegungen der weißen Fasern kaum oder gar nicht mehr eine Diskontinuität in der Bewegung erzeugen können (Grützner).

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Zusammensetzung des Muskels aus Fasern von verschiedener physiologischer Beschaffenheit auch bei dem submaximalen Tetanus, der bei Reizung eines Muskelnerven mit schwachen Induktionsströmen erscheint, eine große Rolle spielt. Hier würden die schwächeren, aber leichter erregbaren Fasern allein oder fast allein tätig sein. Bei Verstärkung des Reizes träten auch die kräftigeren Fasern hinzu, und erst dann käme der maximale Tetanus zustande (Basler).

Betreffend die Wirkung schnell aufeinander folgender Reize sei endlich darauf aufmerksam gemacht, daß die Erregbarkeit des Nerven und Muskels durch eine vorhergegangene Reizung im allgemeinen erhöht wird, wenn nicht die Reizung zu stark ist oder zu lange gedauert hat, so daß sich die Ermüdungserscheinungen in einem höheren Grade geltend machen. Auch begegnet man nicht selten der Erscheinung, daß an und für sich unwirksame Reize wirksam werden, wenn sie nur in genügend schnellem Rhythmus wiederholt werden. Hierbei ist zu bemerken, daß die Erregbarkeit des ausgeschnittenen Froschnerven durch einen unterminimalen Stromstoß zuerst während 0.002 Sekunde gesteigert ist und dann durch ein sehr kurzes Stadium der Verminderung zur normalen Höhe zurückkehrt (Gildemeister). Dasselbe gilt nach Levinsohn auch vom quergestreiften Muskel; hier dauert das Stadium, während dessen die Erregbarkeit durch den ersten, subminimalen Reiz erhöht ist, nur etwa 0.0005 Sekunde.

Wie Fröhlich ausführt, ist es sehr wahrscheinlich, daß die Steigerung der Erregbarkeit in vielen Fällen, wie z. B. in gewissen Stadien der Ermüdung, bei der CO_2-Vergiftung usw., nur scheinbar ist. Die zuerst in Erregung versetzten Teile des Muskels, die unter normalen Verhältnissen schon zu erschlaffen beginnen, wenn die Teile am anderen Ende des Muskels in Kontraktion geraten, sind hier während einer längeren Zeit kontrahiert, und die Gesamtverkürzung des Muskels wird daher, trotz der herabgesetzten Erregbarkeit, größer als sonst. Die gleiche Betrachtungsweise gilt a fortiori von der scheinbaren Erregbarkeitssteigerung bei tetanischen Kontraktionen.

Über die willkürliche Kontraktion siehe Seite 29.

§ 4. Die Tätigkeitserscheinungen der Muskeln und der Nerven.

a. Die elektrischen Erscheinungen.

1. Der Aktionsstrom. Ich habe schon im II. Kapitel (I, S. 63) das allgemeine Gesetz der bei der Nerven- und Muskeltätigkeit auftretenden elektrischen Stromschwankung, des Aktionsstromes, dargestellt. An-

gesichts seiner großen Bedeutung für die allgemeine Physiologie der Muskeln und der Nerven müssen wir ihn hier etwas näher besprechen, obgleich ich auch jetzt gezwungen bin, nur die allerwichtigsten Erscheinungen zu erwähnen.

Um den zeitlichen Verlauf des Aktionsstromes zu untersuchen, benutzt man nunmehr, unter Anwendung der photographischen Registrierung (vgl. I, S. 16), teils das Kapillarelektrometer, teils das Saitengalvanometer von Einthoven. Letzteres Instrument besteht der Hauptsache nach aus einem dünnen versilberten Quarzfaden, der wie eine Saite in einem starken magnetischen Felde, zwischen den Polen eines Elektromagneten, ausgespannt ist. Führt man einen elektrischen Strom durch den Quarzfaden, so weicht dieser senkrecht zu den magnetischen Kraftlinien ab. Der Ausschlag ist genau proportional der Stromstärke und kann mit Hilfe eines Mikroskopes bei starker Vergrößerung beobachtet und photographiert werden.

Wenn ein Muskel (auch das Herz) oder ein Nerv an zwei unversehrten Stellen (*a* und *b* Fig. 15) mit einem Galvanometer verbunden und an einem außerhalb der abgeleiteten Strecke belegenen Punkte *c* in irgendeiner Weise gereizt wird, so zeigt sich zuerst die dem Reizorte näher gelegene Stelle *a* negativ elektrisch gegen die entferntere *b*; danach kehrt der Strom aber um, und die Stelle *b* verhält sich jetzt negativ elektrisch gegen die Stelle *a* (vgl. I, S. 63, 251). Der Aktionsstrom besteht also aus zwei Phasen, welche den Ausdruck des allgemeinen Sachverhaltes darstellen, daß jede erregte Stelle eines Muskels oder eines Nerven negativ elektrisch in bezug auf eine ruhende ist. Wenn sich die Erregung vom Punkte *c* ausbreitet, wird natürlich die nähere der abgeleiteten Stellen *a* zuerst erregt, während die entferntere *b* noch ruhend ist: daher ihre Negativität. Wenn die Erregung auch an der Stelle *b* angelangt ist und die zuerst erregte Stelle *a* allmählich in Ruhe übergeht, so erscheint die zweite Phase des Aktionsstromes (vgl. Fig. 16).

Figur 15. Schema zum Aktionsstrom.

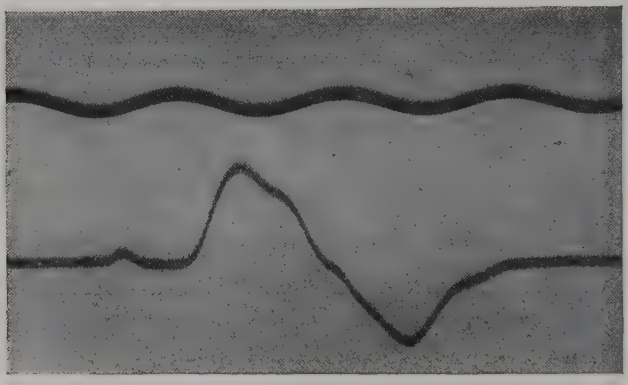
Daß der Aktionsstrom kein Kunstprodukt darstellt, sondern ein mit der Erregung aufs nächste zusammenhängender Vorgang ist, geht unter anderem daraus hervor, daß er durch jede Art von Reizung hervorgerufen wird, sich mit derselben Geschwindigkeit als die Erregung selbst fortpflanzt, sowie hinsichtlich seiner Stärke in einer gesetzmäßigen Beziehung zu der Stärke der Reizung steht; usw.

Wenn der Nerv oder der Muskel nicht von zwei Punkten der Längsoberfläche, sondern von Längsoberfläche und Querschnitt zum Galvanometer abgeleitet wird, so erscheint die zweite Phase des Aktionsstromes nicht mehr, und der Aktionsstrom besteht nun also nur aus einem im Nerven, bzw. im Muskel von der Längsoberfläche zum Querschnitt gerichteten Strom. In dieser Form wurde der Aktionsstrom zuerst entdeckt. Da er in entgegengesetzter Richtung gegen den Ruhestrom verläuft, wurde er von du Bois-Reymond als die negative Schwankung desselben bezeichnet. Beim Olfactorius des Hechtes tritt auch bei einer reinen Längs-Querschnittableitung die zweite Phase des Aktionsstromes auf (Garten).

Der Aktionsstrom stellt die einzige bis jetzt bekannte funktionelle Veränderung dar, die wir am lebenden Nerven beobachten können. Auch sonst hat er eine sehr große Bedeutung; vor allem als methodisches Hilfsmittel, um die Natur einer beliebigen Muskelkontraktion festzustellen.

Wir haben schon ein Beispiel davon kennen gelernt: der Aktionsstrom hat uns gezeigt, daß die Herzkontraktion trotz ihres langdauernden Verlaufes dennoch einer einfachen Zuckung gleichzustellen ist (vgl. I, S. 251).

Es gibt wiederum andere Arten von scheinbar ununterbrochenen Dauerkontraktionen, welche in der Tat diskontinuierliche Vorgänge darstellen, z. B. der vollständige Tetanus. Aus dem Verhalten des Muskels bei allmählicher Veränderung der Reizungsfrequenz folgerten wir, daß der Tetanus, obgleich seine Kurve keine Diskontinuität darbietet, dennoch ein diskontinuierlicher Prozeß ist. Der Aktionsstrom gibt uns den entscheidenden Beweis dafür: bei einem vollständigen Tetanus zeigt das mit dem



Figur 16. Aktionsstrom vom unteren Teil der Unterarmflexoren des Menschen bei Reizung des N. ulnaris mit einem Öffnungsinduktionsschlag, nach Piper. Von links nach rechts zu lesen. Die obere Linie gibt die Zeit in $^1/_{100}$ Sekunde an; die untere Linie ist die Aufnahme des Saitengalvanometers. Die erste Kurvenzacke ist durch einen Stromstoß bedingt, der vom Reizstrom in den Galvanometerkreis induziert ist. Dann folgt der Aktionsstrom mit seinen beiden Phasen.

Muskel verbundene Kapillarelektrometer Ausschläge, welche der Zahl der Reize genau entsprechen; ebenso kann man mit dem Saitengalvanometer am Muskel nachweisen, daß, wenigstens bis zu einer Reizfrequenz von 300 pro Sekunde jeder Reiz von einem Aktionsstrom begleitet ist (P. Hoffmann).

Auch bei dem durch einen konstanten Strom hervorgerufenen Schließungs- und Öffnungstetanus (vgl. II, S. 15), bei der nach Schließung eines im Nerven absteigend gerichteten konstanten Stromes erscheinenden Kontraktion und überhaupt in allen Fällen, wo der Muskel auf einer streng kontinuierlichen Reizung mit einer Dauerkontraktion antwortet, gibt er eine ganze Reihe rhythmisch einander folgender Aktionsströme, deren Frequenz von der Stärke des Reizstromes und von der Spannung des Muskels unabhängig ist, mit der Temperatur des Tieres aber parallele Schwankungen darbietet (Buchanan, Garten). Die Periode dieser Ströme kann beim Kaninchen bis auf 0.002—0.003 Sekunde, und beim Menschen auf 0.005—0.01 Sekunde herabgehen. Auch durch Reizung des Nerven mit sehr frequenten Wechselströmen (je 2200 Schließungs- und Öffnungsschlägen in 1 Sekunde) werden im Muskel Aktionsströme von der erwähnten Periode erhalten, und sogar ein einzelner Induktionsschlag vermag, unter Umständen, den rhythmischen Vorgang auszulösen.

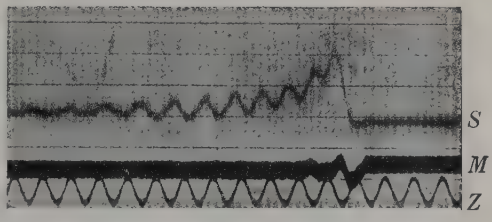
Der Muskel besitzt also eine ihm eigene Rhythmik, die mehr oder minder leicht zum Vorschein kommen kann (vgl. Fig. 17).

Dasselbe gilt vom Nerven, denn auch hier hat man durch Schließung eines konstanten Stromes diskontinuierliche Aktionsströme von etwa derselben Periode wie die am Muskel beobachteten nachgewiesen.

Die Aktionsströme des Muskels sowie der Nerven sind genügend stark, um selber reizend zu wirken (Matteucci). Wenn man an einen Muskel *A* den Nerven eines zweiten Muskels *B* anlegt und dann durch Reizung vom Nerven aus den Muskel *A* erregt, so kontrahiert sich dabei jedesmal auch der Muskel *B* und dies sogar in dem Fall, wenn *A* so gespannt ist, daß er bei der Reizung seine Form nicht verändert. Ihrer Anzahl, Stärke und Folge nach stimmen die Zuckungen des Muskels *B* mit denjenigen des Muskels *A* auf das genaueste überein; wird *A* zum Tetanus gereizt, so gerät auch *B* in Tetanus usw. Diese Erscheinungen werden sekundäre Zuckungen, bzw. sekundärer Tetanus genannt.

2. Die willkürliche Muskelkontraktion. Für die Auffassung von der Natur der willkürlichen Muskelkontraktion hat das Studium der Aktionsströme eine sehr große Bedeutung, denn nur durch dieselben ist es uns möglich gewesen, in diesen Gegenstand tiefer einzudringen.

Wenn wir die schnellende, zuckende Form der durch eine einzelne künstliche Reizung hervorgerufenen Muskelkontraktion mit dem langsameren und weicheren Verlauf der willkürlichen Zusammenziehung vergleichen, so liegt es sehr nahe, die letztere den durch wiederholte Reize erzielten Muskelkontraktionen an die Seite zu stellen.



Figur 17. Rhythmische Aktionsströme vom Musculus gastrocnemius (Kaninchen) bei Reizung des Nerven durch 4 Daniell, nach Garten. *S*, Ausschlag des Saitengalvanometers; *M*, Reizsignal; *Z*, Zeitkurve, 250 Schwingungen pro Sekunde. Von rechts nach links zu lesen.

In der Tat sind die willkürliche Muskelkontraktion sowie diejenigen Muskelkontraktionen, welche bei Strychninvergiftung und durch Reflexe erscheinen, ganz wie der Tetanus von Aktionsströmen begleitet, welche eine diskontinuierliche Erregung anzeigen (Lovén).

Unter Anwendung des Saitengalvanometers fand Piper, daß die Zahl der elektrischen Oszillationen bei der willkürlichen Kontraktion in den meisten Muskeln des Menschen etwa 50 pro Sekunde betrug, und schloß daraus, daß die Zahl der vom zentralen Nervensystem abgegebenen Impulse dabei ebenfalls 50 pro Sekunde ausmachte.

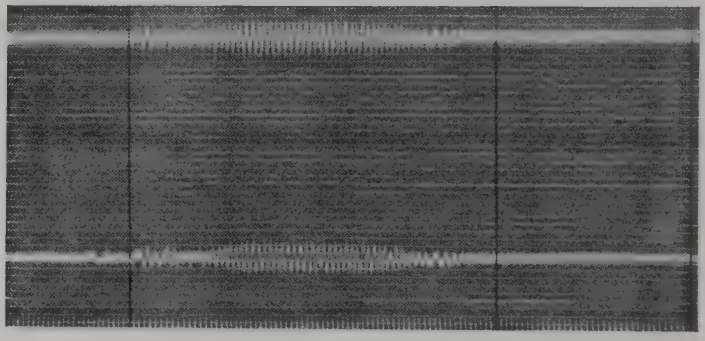
In seinen Kurven finden sich außer den Hauptwellen noch eine Menge Nebenwellen, welche auf jenen superponiert sind. Nach Piper würden diese dadurch entstehen, daß die Innervation nicht mit ganz vollkommener Präzision in allen Muskelfasern gleichzeitig eintrifft, und also die Muskelfasern bündelweise mit kleinen Zeitintervallen ihre Impulse erhalten.

Diese Auffassung darf aber nicht als bewiesen erachtet werden, denn es ist ja gar nicht unmöglich, daß der richtige Ausdruck der einzelnen

Impulse nur durch sämtliche vom Galvanometer angezeigte Wellen dargestellt würde. In diesem Falle würde die Zahl der einzelnen Oszillationen bei den willkürlichen Muskeln des Menschen nach einigen von Garten mitgeteilten Kurven etwa 120—150 pro Sekunde betragen.

Für diese Deutung des menschlichen Elektromyogramms sprechen einige Versuchsreihen am Zwerchfell bei natürlicher Atmung, wie es scheint, ganz bestimmt. Bei stark gespannter Galvanometersaite erscheinen hier keine den Hauptwellen Pipers entsprechenden Oszillationen, sondern der Galvanometerausschlag stellt eine Reihe von kleinen, an Größe zuerst zunehmenden und dann abnehmenden Zacken dar, deren Frequenz bei normaler Temperatur des Tieres (Kaninchen, Hund) etwa 120—150 pro Sekunde ist (vgl. Fig. 18).

Bei gleichzeitiger Registrierung der Aktionsströme des unversehrten Phrenicus und des Zwerchfelles war deren Frequenz in beiden genau dieselbe (Dittler und Garten). Der Rhythmus der Oszillationen im Muskel ist also von dem des Nerven bedingt. Daß dieser seinerseits von dem Rhythmus des ihm vom Rückenmark abgegebenen



Figur 18. Aktionsströme beim Zwerchfell des natürlich atmenden Kaninchens, mit zwei Galvanometern registriert, nach Dittler und Garten. Die unterste Linie gibt die Zeit in $^1/_{148}$ Sek. an. Von links nach rechts zu lesen.

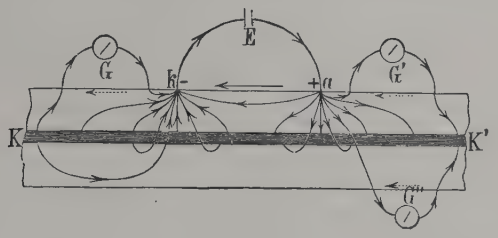
Impulses verursacht ist, geht daraus hervor, daß die Zahl der einzelnen Oszillationen bei örtlicher Abkühlung des Zervikalmarkes in der Gegend des Phrenicuskernes von 150 auf 15 pro Sekunde abnimmt (Dittler).

Auch bei anderen Skelettmuskeln der Katze und des Kaninchens ist bei normaler Körpertemperatur eine Oszillationsfrequenz von 120—150 nachgewiesen worden (Fahrenkamp).

Betreffend die willkürliche Muskelkontraktion ist noch zu erwähnen, daß die Zahl der elektrischen Oszillationen von der Stärke der Zusammenziehung unabhängig ist; daß sie aber bei der Ermüdung und in noch höherem Grade beim Strychninkrampf sowie durch Abkühlung der Nervenzentren herabgesetzt wird.

3. Der Elektrotonus. Wenn ein elektrischer Strom durch eine Strecke eines myelinhaltigen Nerven geleitet und eine andere Nervenstrecke mit einem Galvanometer verbunden wird, so erfolgt in diesem ein Ausschlag, welcher in der abgeleiteten Nervenstrecke einen Strom nachweist, der mit dem dem Nerven zugeführten Strom gleichgerichtet ist (Elektrotonus). Seiner Stärke nach ist der Elektrotonus von vielen verschiedenen Umständen abhängig; er ist stärker, je geringer die Entfernung zwischen der abgeleiteten Strecke und dem elektrischen Strom ist und je stärker dieser ist; ferner ist (beim Frosch) die Veränderung stärker in der Gegend der Anode als in der Nähe der Kathode usw.

Die elektrotonischen Ströme sind Zweige des durchgeleiteten Stromes, welche nach Grünhagen dadurch entstehen würden, daß die inneren Teile des Nerven (der Achsenzylinder) ein besseres Leitungsvermögen besitzen als die Hüllen (die Markscheide). Infolgedessen muß sich der Strom (E), wie aus der Figur 19 ersichtlich ist, über weite



Figur 19. Zur Theorie des Elektrotonus, nach Hermann.

Strecken verbreiten, und bei Ableitung des Nerven zum Galvanometer brechen diese Stromfäden in die Galvanometerleitung (G,G') hinein. Ob eine Polarisation zwischen den inneren und äußeren Teilen des Nerven, wie sich Hermann vorstellt, hierbei auch eine Rolle spielt, dürfte nunmehr ziemlich fraglich sein.

b. Der Muskelton.

Wenn man einen Finger ins Ohr steckt und dann den Arm kräftig kontrahiert, hört man ein dumpfes Geräusch, dessen Tonhöhe von Wollaston und anderen auf etwa 32—36 Schwingungen pro Sekunde bestimmt wurde. Helmholtz bemerkte, daß dasselbe Geräusch sehr deutlich gehört wird, wenn man, am besten des Nachts, die Ohren mit Pfropfen aus Siegellack dicht verstopft und dann die Masseteren in kräftige Zusammenziehung bringt. Solange die Muskeln in gleichmäßiger Spannung bleiben, hört man ein dumpfes, brausendes Geräusch, dessen Grundton durch vermehrte Spannung nicht wesentlich verändert wird, während das damit vermischte Brausen stärker und höher wird.

Ferner wies Helmholtz nach, daß die Zitterungen der willkürlichen Muskeln, die das Muskelgeräusch bewirken, nicht regelmäßig wie die eines musikalischen Tones erfolgen und außerdem nicht in der Anzahl von 36 Schwingungen stattfinden, sondern daß im Mittel nur etwa 18 Variationen in der Sekunde auftreten. Der Muskelton ist also ein Oberton der wahren Muskelvibration. — Da sich außerdem die Höhe dieses Tones mit dem geänderten Zustande des Trommelfelles ändert, so folgt, daß das Muskelgeräusch ein Resonanzton des Trommelfelles ist, hervorgebracht durch unregelmäßige Erschütterungen der Muskeln. Dann ist es unschwer zu begreifen, daß auch die durch einen Einzelreiz hervorgerufene einfache Zuckung, wie auch die Herzsystole, von dem Muskelgeräusch begleitet wird (vgl. I, S. 234).

Die bei künstlicher Nervenreizung in verschiedener Frequenz am Muskel beobachteten akustischen Erscheinungen müssen wir hier übergehen.

c. Die chemischen Veränderungen des Muskels und des Nerven bei der Tätigkeit.

Bei seiner Tätigkeit erhält der Muskel eine saure Reaktion. Dieselbe ist wahrscheinlich zum Teil von einem größeren Gehalte an Monophosphat, zum Teil auch durch Bildung von Milchsäure bedingt. Betreffend die letztere geben Fletcher und Hopkins an, daß sie beim ausgeschnittenen Muskel bei der Arbeit von etwa 0.04 Proz. auf 0.22 Proz. (als Zn-laktat berechnet) ansteigt, dabei aber nur etwa die

Hälfte derjenigen Menge erreicht, die bei der Wärmestarre oder bei anderen zerstörenden Einwirkungen erscheint. Auch bei dem ruhenden überlebenden Muskel bildet sich in sauerstofffreier Atmosphäre Milchsäure, indessen nur solange der Muskel noch erregbar ist. Reiner Sauerstoff verhindert die Ansammlung von Milchsäure und zerstört zum Teil die bei der Arbeit gebildete, aber nur wenn der Muskel erregbar und sonst normal ist.

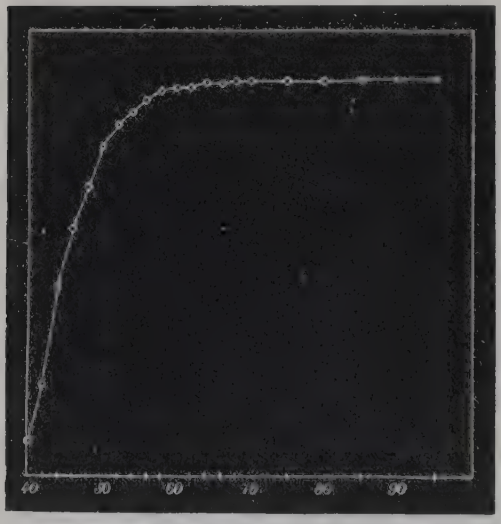
Nach Helmholtz enthält der arbeitende Muskel eine geringere Menge wasserlöslicher und eine größere Menge in Alkohol löslicher Stoffe als der ruhende. — Ferner wird angegeben, daß bei der Arbeit die Gesamtmenge des Kreatins und Kreatinins im ausgeschnittenen Muskel sich vermehrt und auch die der Purinbasen zunimmt. Endlich nimmt der Glykogengehalt des Muskels bei der Arbeit ab.

Die Frage, welche Substanzen, ob N-haltige oder N-freie Verbindungen in erster Linie bei der Muskelarbeit zugrunde gehen, ist ebenso wie die Frage nach der Zunahme des respiratorischen Gaswechsels bei der Muskelarbeit schon oben erörtert worden (vgl. I, S. 149 u. folg.).

Bei elektrischer Reizung der Nerven hat man eine saure Reaktion in der Gegend der gereizten Stelle beobachtet. Da man aber an Nervenstellen, welche von dem elektrischen Strom nicht direkt getroffen worden sind, keine derartige Veränderung hat nachweisen können, muß wohl diese saure Reaktion als eine direkte Wirkung des Stromes, d. h. eine Elektrolyse, aufgefaßt werden. — Daß der Nerv bei seiner Tätigkeit Kohlensäure bildet, schließt Waller auf Grund gewisser Erscheinungen am Aktionsstrom, und Thunberg hat an ausgeschnittenen Kaninchennerven die CO_2-Bildung und den O-Verbrauch direkt nachgewiesen.

d. Die mechanische Arbeit bei der Muskelkontraktion.

Die Größe der mechanischen Arbeit bei der Muskelkontraktion ist vor allem von der Stärke der Reizung und von der Belastung des Muskels abhängig.



Figur 20. Froschgastrocnemius; Reizung des Nerven mit Öffnungsinduktionsströmen; konstante Belastung. Die Abszisse bezeichnet die Stärke des Reizes, die Ordinaten die Höhe der dabei ausgelösten Muskelzuckungen.

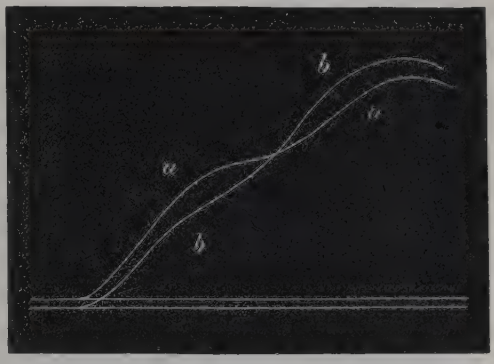
1. Die Einwirkung der Reizstärke. Wenn bei konstanter Belastung des Muskels die Reizstärke von einem sehr niedrigen Wert allmählich gesteigert wird, so findet man sowohl bei direkter (elektrischer) Reizung des Muskels, als auch bei (mechanischer oder elektrischer) Reizung vom Nerven aus, daß die Höhe der Muskelzuckungen bei gleichförmigem Zuwachs der Reizstärke immer langsamer zunimmt, um sich schließlich asymptotisch einem Maximum zu nähern (vgl. Figur 20). Das Maximum der Verkürzung, das bei einer einzelnen Zuckung erreicht werden

kann, beträgt unter günstigen Bedingungen etwa 20 Proz. der natürlichen Länge des Muskels.

Die unter Einwirkung eines maximalen Reizes erreichte Muskelspannung ist bei Reizung vom Nerven aus wesentlich kleiner als bei direkter Muskelreizung (Dean). Wenn dies auch für die natürliche Reizung vom zentralen Nervensysteme aus gültig ist, so folgt, daß der Muskel größerer Leistungen fähig ist, als ihm unter normalen Umständen jemals aufgezwungen werden können.

2. Die Einwirkung der Belastung bei gleichbleibender Stärke des Reizes. Hierbei werden wir nur den Fall behandeln, wo die Reizung maximal gewesen ist.

Man kann die Art und Weise, in welcher die Leistungsfähigkeit des ausgeschnittenen Muskels bei gestatteter Zusammenziehung (vgl. II, S. 7) in Anspruch genommen wird, vielfach variieren, indem man die Versuche so anordnet, daß 1. die Belastung während der ganzen Zeit der Kontraktion konstant ist (Isotonie) oder 2. die Belastung kontinuierlich zunimmt (Auxotonie) oder 3. die Belastung erst dann vom Muskel angegriffen wird, nachdem er sich mehr oder weniger kontrahiert hat (Überlastung).



Figur 21. Froschgastrocnemius. *a*, Isotonische Zuckung, *b*, einfache Wurfbewegung, beide mit derselben Belastung, 80 g, geschrieben, nach Santesson. Von links nach rechts zu lesen.

Eine wirkliche Isotonie kommt wahrscheinlich nie vor; auch wenn die mechanischen Bedingungen des Versuches derartig sind, daß sie die Anforderungen an Isotonie möglichst vollständig erfüllen, wird doch die Kontraktion des Muskels in ihrem Anfangsteil durch die Trägheit der zu bewegenden Massen verzögert und infolgedessen die Spannung des Muskels vermehrt.

Als auxotonisch bezeichnen wir vor allem diejenigen Kontraktionen, bei welchen der Muskel gegen eine gespannte Feder Arbeit leistet. Hier nimmt natürlich die Spannung des Muskels bis zum Maximum der Kontraktion ununterbrochen zu. Ferner müssen zu derselben Kategorie alle diejenigen Zuckungen geführt werden, bei welchen die Spannung des Muskels bei der Kontraktion durch Verzögerung der Zuckung in ihrem Anfangsteil absichtlich gesteigert wird. Hierher gehört die sogen. einfache Wurfbewegung (Helmholtz), bei welcher der Muskel ein an seinem freien Ende direkt befestigtes Gewicht hebt. Ferner die Wurfbewegung mit trägen Massen (Fick), wo der Muskel einen Hebel mit äquilibrierten Massen angreift.

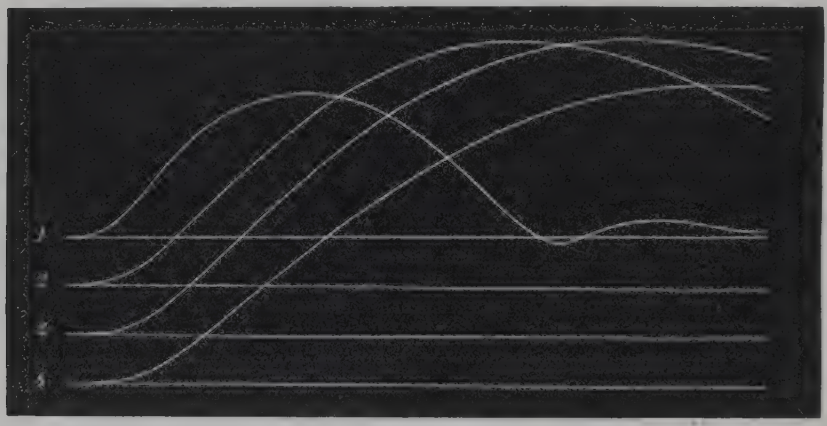
In den Figuren 21 und 22 teile ich Beispiele einiger dieser verschiedenen Bewegungsformen mit, und zwar stellt Figur 21 *a* eine isotonische Zuckung, Figur 21 *b* eine einfache Wurfbewegung, Figur 22 Wurfbewegungen mit trägen äquilibrierten Massen dar.

Bei der am meisten isotonischen Kurve, Figur 21 *a* (ebenso wie bei den Zuckungen gegen eine gespannte Feder, welche natürlich die Lageveränderungen des freien Muskelendes am genauesten wiedergeben), finden wir im aufsteigenden Teil eine Diskontinuität, die kein Kunstprodukt ist, sondern, aus Gründen, welche hier nicht erörtert werden können, wahrscheinlich von der Zusammenziehung der roten Muskelfasern, welche einen trägeren Zuckungsverlauf haben, bedingt ist (vgl. II, S. 10). Daß diese Unstätigkeit bei der Wurfbewegung wenigstens nicht so deutlich zum Vorschein kommt, hängt

gerade davon ab, daß hier die Bewegung des Schreibhebels die feinen Einzelheiten der Muskelzuckung verwischt. Die von einer einzelnen Reizung hervorgerufene Zuckung ist also gewissermassen eine zusammengesetzte, indem die beiden, den Muskel zusammensetzenden Fasergattungen zu verschiedener Zeit in Tätigkeit treten. Bei einer genauen Analyse der Muskelzuckung ist es daher notwendig, diesen Umstand genügend zu würdigen.

Figur 23 stellt die durch eine einzelne Reizung eines mit Veratrin vergifteten Muskels erhaltene und auf einen langsam bewegten Zylinder geschriebene Zuckungskurve dar. Das Veratrin bewirkt, daß der Zuckungsverlauf der roten Muskelfasern viel langsamer als sonst wird. Die erste schnelle Erhebung in der Kurve wäre daher auf die weißen, die zweite ausgezogene auf die roten Muskelfasern zu beziehen.

In einer anderen Weise faßt Bottazzi die betreffende Erscheinung auf: die anisotrope Substanz der Muskelfaser führe die schnellen Bewegungen aus und sei reizbarer; das Sarkoplasma besorge dagegen die langsamen Bewegungen und sei weniger reizbar. Die primäre Zusammenziehung werde daher durch die erstere, die sekundäre durch das letztere zustande gebracht.



Figur 22. Froschgastrocnemius. *1:* Belastung 4 g, mit dem Hebel allein; *2:* 40 g träge Masse; *3:* 100 g träge Masse; *4:* 200 g träge Masse. Von links nach rechts zu lesen.

Es war geboten, diese Vorbemerkungen einzuschalten, ehe wir die Einwirkung der Belastung auf die Größe der Muskelarbeit erörtern können.

Betreffend die Höhe der Kontraktion kann man im allgemeinen sagen, daß dieselbe um so geringer ausfällt, je größer die Belastung ist. Diese Regel gilt aber nicht unbedingt, denn schon bei der isotonischen Anordnung finden wir, daß die Zuckungshöhe bei einer sehr schwachen Belastung geringer ist als bei einer etwas größeren (v. Frey), und bei auxotonischer Anordnung gegen eine gespannte Feder nimmt die Zuckungshöhe bis zu einer ziemlich hohen Anfangsspannung mit dieser in der Regel zu.

Wenn aber auch von einer gewissen und bei der isotonischen Anordnung jedenfalls nur geringen Belastung an die Höhe der Zuckung abnimmt, so geschieht dies jedoch nicht proportional der Belastung, sondern viel langsamer, so daß bis zu einer gewissen Grenze die Arbeits-

leistung (= das Produkt der Belastung durch die Zuckungshöhe) mit der Größe der Belastung zunimmt (E. F. Weber).

Ferner kann auch eine während der Kontraktion stattfindende Zunahme der Spannung auf die Leistung des Muskels einen entschieden günstigen Einfluß ausüben. Unter Umständen sind nämlich die Zuckungen bei einer gespannten Feder gleich hoch oder selbst höher als die bei derselben Anfangsspannung erhaltenen isotonischen Zuckungen (Santesson), wie auch die Wurfbewegungen höher sind als die isotonischen Zuckungen bei derselben Anfangsspannung (vgl. Fig. 21). Endlich bemerkt man Fälle, wo auxotonische Zuckungen, die von einer gleich großen Anfangsspannung ausgehen, bei einer stärkeren Feder größer sind als bei einer schwächeren. Wir können also sagen, daß innerhalb gewisser Grenzen die Arbeitsleistung des Muskels durch eine höhere Anfangsspannung wie auch durch eine Zunahme der Spannung während der Zuckung gesteigert wird.

Im Zusammenhang hiermit steht die Tatsache, daß bei der isometrischen Zuckung die Spannungszunahme viel rascher als die Verkürzung bei der sogen. isotonischen Anordnung erfolgt, so daß der Muskel bei gleichbleibender Länge das Maximum seiner Spannung viel früher erreicht, als er bei gleichbleibender Spannung das Maximum seiner Verkürzung erreicht (Fick, vgl. Fig. 24).

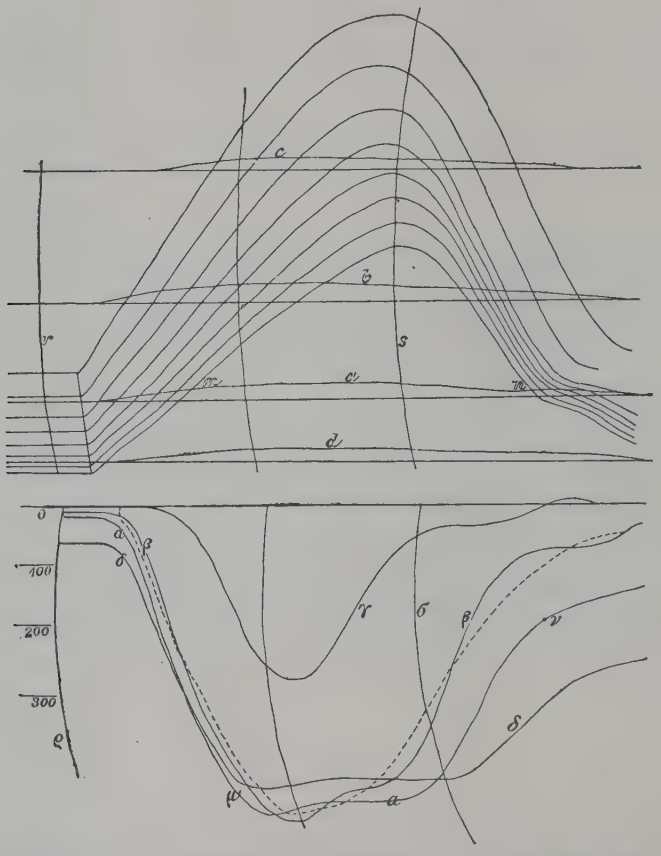
Je vollständiger diese Verkürzung des Muskels bei isometrischer Arbeitsweise vermieden wird, um so größer ist das endlich erreichte Spannungsmaximum; hierbei üben schon Bruchteile eines Millimeters einen sehr großen Einfluß aus (J. Hartmann).

Der Muskel scheint also das Vermögen zu besitzen, bei einer und derselben Stärke des Reizes seine Arbeit nach den sich darstellenden Anforderungen zu regulieren. Auf eine nähere theoretische Erörterung dieser Tatsache müssen wir hier verzichten. Ich möchte nur auf die Bedeutung der roten Muskelfasern in dieser Hinsicht aufmerksam machen, denn dieselben sind, wie es scheint, die wichtigste Ursache der bei einer größeren Spannung erfolgenden

Figur 23. Zuckungskurve eines mit Veratrin vergifteten Froschgastrocnemius, nach Santesson. Von links nach rechts zu lesen.

Zunahme der Arbeitsleistung. Wir finden nämlich, daß die von der Kontraktion dieser Fasern bedingte sekundäre Erhebung bei den Zuckungen gegen eine gespannte Feder bei zunehmender Spannung zunimmt, während die von der Kontraktion der weißen Muskelfasern bewirkte primäre Erhebung mit zunehmender Spannung in der Regel abnimmt (vgl. S. 35).

3. Die absolute Kraft des Muskels. Die Methode der Überlastung (S. 33) ist unter anderem zur Bestimmung der sogen. absoluten Kraft des Muskels benutzt worden.



Figur 24. Isotonische (die obere Kurvenschar) und isometrische (die untere Kurvenschar) Zuckungen bei derselben Anfangsspannung, nach Fick. Von links nach rechts zu lesen. Die Kurven a, b, c, d stellen die Verkürzung des Muskels bei den isometrischen Zuckungen α, β, γ, δ dar.

Wenn man den Muskel nur mit dem Schreibhebel belastet, diesen unterstützt und verschiedene Gewichte an ihn anhängt, so ist es einleuchtend, daß diese Gewichte, welche die Überlastung darstellen, auf den ruhenden Muskel gar keine Einwirkung haben können. Erst bei der Kontraktion wird er von ihnen belastet, wenn seine Spannung so weit fortgeschritten ist, daß sie der Größe der Überlastung entspricht. Indem man nun das eine Gewicht nach dem anderen als Überlastung benutzt, kommt man endlich zu einem Gewicht, das der Muskel nicht mehr zu heben vermag. Dieses Gewicht stellt also diejenige Belastung dar, welche der Kontraktionskraft des Muskels gerade gleich ist und wird als Maß der absoluten Kraft des Muskels benutzt (E. F. Weber).

Es ist offenbar, daß ceteris paribus die absolute Kraft eines Muskels dessen Querschnitt proportional sein muß, daß also bei aus gleichartigen Muskelfasern zusammengesetzten Muskeln der dickere zugleich der kräftigere ist. Beim Tetanus ist die absolute Kraft größer als bei Einzelreizungen und beträgt nach verschiedenen Autoren für die willkürlich kontrahierten Muskeln des Menschen bis 10 kg pro Quadratzentimeter.

Wenn man den Versuch derart anordnet, daß der Muskel erst, nachdem er sich in einem gewissen Grade kontrahiert hat, die Belastung angreift und also die absolute Kraft des in verschieden hohem Grade kontrahierten Muskels bestimmt, so findet man, daß diese immer geringer wird, je mehr sich der Muskel kontrahieren muß, ehe er von der Belastung gespannt wird (Schwanns Versuch).

4. Die Arbeitsleistung des tetanisierten Muskels. Im Tetanus ist selbstverständlich die Arbeitsleistung, nachdem der Tetanus seine vollständige Höhe erreicht hat, aus mechanischem Gesichtspunkte gleich null. Da der kontrahierte Zustand indes immer einen Aufwand von aktueller Energie erfordert, so ist der Tetanus mit einem verhältnismäßig großen Stoffverbrauch verbunden, was seinerseits zu einer baldigen Ermüdung führt.

Eine Ausnahme von dieser Regel bildet die krampfhafte Zusammenziehung der Muskeln bei der Vergiftung mit Tetanustoxin. Hier ist der Stoffwechsel äußerst gering, und im Muskel findet eine Anhäufung von Glykogen statt. Ein solcher Muskel zeigt gar keinen Aktionsstrom; wird er aber passiv stark gedehnt, so hört man sofort ein starkes Muskelschwirren, und das Galvanometer zeigt nun die gewöhnlichen oszillierenden Aktionsströme an (H. Meyer und A. Fröhlich).

Die bei der Verkürzung im Tetanus ausgeführte Arbeit verhält sich im allgemeinen entsprechend der Arbeit bei der Einzelzuckung, nur ist die Kontraktion umfangreicher, so daß sie unter günstigen Umständen bis zu 65—85 Proz. der Länge des Muskels betragen kann. Übrigens stellt sich die Verkürzung bei der einfachen Zuckung und beim Tetanus je nach der Art der betreffenden Muskeln sehr verschieden dar; so wird angegeben, daß das Kontraktionsmaximum im Tetanus bei den weißen Muskeln des Frosches 2—3 mal, bei den roten Muskeln 8—9 mal größer als die maximale Einzelzuckung ist.

Die Höhe des Tetanus ist bei konstanter Belastung von der Reizstärke, dagegen nicht von der Reizfrequenz abhängig (vgl. II, S. 25).

e. Die Wärmebildung im Muskel.

Die Wärmebildung in den Muskeln der warmblütigen Tiere ist schon oben im Kapitel vom Stoffwechsel (I, S. 149) erörtert worden. Hier bleiben daher nur die entsprechenden Erscheinungen bei den kaltblütigen Tieren zu besprechen.

Unter Anwendung der thermoelektrischen Methode wies Helmholtz (1847) die Wärmebildung beim Tetanus des ausgeschnittenen Froschmuskels nach. Später wurde von Heidenhain die Wärmebildung bei der einzelnen Kontraktion nachgewiesen. Endlich zeigte Blix, daß auch im ruhenden

Froschmuskel Wärme gebildet wird. Beim tätigen Nerven hat man mit den empfindlichsten Methoden keine Wärmebildung nachweisen können.

Die Tatsache, daß auch im ruhenden Muskel Wärme gebildet wird, folgt noch aus dem lebhaften Gaswechsel ausgeschnittener Froschmuskeln (Fletcher), sowie aus der beträchtlichen Größe des Stoffwechsels bei kuraresierten Säugetieren, denn es läßt sich nicht denken, daß dieser nur durch die chemischen Zersetzungen im Drüsenapparat gedeckt werden konnte (O. Frank und F. Voit).

Da mechanische Arbeit und Wärmebildung die wichtigsten Leistungen des Muskels sind, und da, wie wir sub d gesehen haben, bei konstanter Reizstärke die mechanische Arbeit bei Zunahme der Belastung bis zu einer gewissen Grenze zunimmt, so könnte man sich vorstellen, daß die gleichzeitige Wärmebildung sich ganz umgekehrt verhielte und bei stärkerer Belastung um so geringer würde, so daß also der von einem gegebenen Reiz im Muskel hervorgerufene dissimilatorische Vorgang unabhängig von der Belastung sei, und daß die Belastung nur die Verteilung der Gesamtleistung auf Arbeit und Wärmebildung beeinflusse. Dies ist aber nicht der Fall. Seit den Untersuchungen Heidenhains wissen wir nämlich, daß beim ausgeschnittenen Froschmuskel die Gesamtleistung bei konstant bleibender Reizung mit zunehmender Belastung zunimmt.

Bei diesen Versuchen war der Muskel auch im Stadium der sinkenden Energie vom Gewicht belastet: die mechanische Arbeit wurde also dem Muskel als Wärme zurückerstattet, und die Zahlen in dem 5. Stabe (Erwärmung des Muskels in Skalenteilen des Thermomultiplikators ausgedrückt) stellen daher relative Werte der Gesamtleistung des Muskels dar.

Nr.	Belastung g	Summe der Zuckungshöhen (3 Zuckungen); mm	Arbeit der 3 Zuckungen g-mm	Gesamtleistung der 3 Zuckungen; Skalenteile
1	10	10.6	106	8.5
2	30	10.4	312	11.5
3	90	8.5	761	18.0
4	60	9.6	573	11.5
5	30	10.6	318	9.5
6	10	10.8	108	7.0

Wenn die Verkürzung des Muskels in irgendeiner Weise verhindert oder gehemmt wird, so daß sich dessen Spannung erhöht, so wird auch die Wärmebildung erhöht, und dasselbe findet auch dann statt, wenn die Spannung des Muskels im Verlauf der Kontraktion gesteigert wird. Dies alles läßt sich, wie O. Frank ausführt, darin zusammenfassen, daß die Wärmebildung bei der Muskeltätigkeit, gleichen Reiz vorausgesetzt, um so größer ist, je größer vergleichsweise die Länge des Muskels bei den mechanischen Zustandsänderungen ist.

Diese Eigenschaft des Muskels scheint von sehr großer Bedeutung zu sein. Wenn die Gesamtleistung des Muskels unabhängig von der Belastung und nur von der Stärke des Reizes abhängig wäre, so stände ja die Energieentwicklung des Muskels sehr oft

in keiner Proportion zu der zu leistenden Arbeit. In der von HEIDENHAIN entdeckten Abhängigkeit der Gesamtleistung von der Belastung haben wir einen regulatorischen Mechanismus zu erblicken, welcher unabhängig von den nervösen Impulsen den Stoffwechsel im Muskel nach dem augenblicklichen Bedürfnisse regelt (vgl. auch § 6, S. 40).

Der Minimalwert des Reizes, bei welchem die ersten Spuren von Wärmebildung erscheinen, fällt mit derjenigen Reizstärke zusammen, bei welcher die schwächste Kontraktion des Muskels auftritt. Auch der Maximalwert des Reizes ist für Wärmebildung und Zusammenziehung etwa derselbe. D. h. eine Veränderung der Wärmebildung auf Veränderung des Reizes tritt nur dann ein, wenn der mechanische Zustand des Muskels zu gleicher Zeit geändert wird. — Im Verlauf seiner Kontraktion bildet der Muskel immer weniger Wärme, je mehr er sich schon verkürzt hat (BLIX).

Nach der Zuckung und besonders nach einem kurzdauernden Tetanus findet bei Gegenwart von Sauerstoff eine vermehrte Wärmebildung eine Zeitlang statt (HILL). In nahem Zusammenhang damit steht die Tatsache, daß der Sauerstoffverbrauch des blutdurchströmten Katzenmuskels lange nach der Kontraktion erhöht ist (VERZÁR). HILL faßt diese Erscheinungen als Ausdruck von Restitutionsvorgängen im Muskel auf.

Verschiedene Muskeln desselben Individuums können sich bei gleicher Belastung in thermodynamischer Hinsicht sehr verschieden verhalten. So betrug die Wärmebildung der Adduktoren eines Frosches bei 78 g Belastung und einer Arbeit von 329 g-mm (in Skalenteilen) 54, während der Gastrocnemius bei derselben Belastung und einer Arbeit von 195 g-mm eine Wärmebildung von 113 Skalenteilen hatte. Bei größerer Arbeit war die Wärmebildung bei den Adduktoren also nur etwa die Hälfte von der des Gastrocnemius (BÜRKER).

Endlich zeigt die Wärmebildung bei der Muskeltätigkeit je nach der Jahreszeit beträchtliche Variationen, indem sie bei den Muskeln von Winterfröschen von der Belastung viel mehr abhängig ist als bei den Muskeln von Frühjahrsfröschen (BÜRKER).

Betreffs der Wärmebildung im Tetanus gilt, daß sie bis zu einer gewissen Grenze um so größer wird, je größer die Spannung ist, sowie bei verhinderter Kontraktion stärker ist, als wenn die Zusammenziehung gestattet wird. Hierbei nimmt die Wärmebildung mit der Initialspannung des Muskels, bzw. mit der Spannungszunahme während des Tetanus zu.

Bei einem kurzdauernden Tetanus wird nach FICK in jeder Zeiteinheit dieselbe Wärmemenge frei. Nur muß für den Akt der Zusammenziehung und vielleicht auch für den der Wiederausdehnung eine Ausnahme gemacht werden, in diesen Akten wird nämlich eine viel größere Wärmemenge produziert als in einem gleichlangen Abschnitt bei vollkommen entwickeltem Tetanus. Entsprechende Erfahrungen hat JOHANSSON auch bei der willkürlichen Kontraktion des Menschen gemacht.

Absolute Bestimmungen der bei der Muskeltätigkeit entwickelten Wärmemengen sind von FICK und seinen Schülern ausgeführt, wobei auch die Größe der mechanischen Arbeit zu gleicher Zeit bestimmt wurde. Einige dieser Ergebnisse sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt. Hier, wie in den früher mitgeteilten Versuchen fiel die Last nach jeder Zuckung wieder zurück; die beobachtete Wärmemenge drückt also die Gesamtleistung des Muskels aus. Jeder einzelne Versuch bestand aus drei rasch nacheinander folgenden Zuckungen.

Belastung g	Wärmemenge in Mikrokalorien	Arbeit: g-mm	Thermisches Äquivalent der Arbeit	Arbeit: Wärme = 1:
0	14.6	—	—	—
20	18.3	465	1.09	16.7
40	19.7	802	1.88	10.5
80	23.9	1430	3.34	7.1
120	24.2	1914	4.50	5.4
160	25.8	2402	5.64	4.6
200	25.6	2905	6.83	3.7
160	26.2	2402	5.64	4.6
120	23.3	1914	4.50	5.2
80	21.9	1430	3.34	6.6
40	19.5	819	1.92	10.2
20	18.0	465	1.09	16.6
0	13.4	—	—	—

Bei maximaler Reizung und zunehmender Belastung ändert sich also das Verhältnis Arbeit: Wärme zugunsten der ersteren. Bei der geringsten Belastung ist die gesamte Energieproduktion 16.7 mal größer als der Arbeitswert, während sie bei der größten Belastung nur 3.7 mal größer ist. In anderen Versuchen ist ein noch größerer Teil der gesamten Energieproduktion des Muskels als mechanische Arbeit erschienen. Auch bei den Muskeln der Säugetiere und des Menschen haben wir (vgl. I, S. 153) gefunden, daß die gesamte Energieentwicklung bei der Muskelarbeit etwa 3—4 mal größer als die mechanische Leistung ist.

§ 5. Die zentrale Innervation des Muskels.

Jeder Extremitätenmuskel erhält seine motorischen Nervenfasern aus mehreren aufeinander folgenden Nervenwurzeln, was in der doppelten Innervation des Sternocleidomastoideus und Trapezius des Menschen durch den N. accessorius und einen Zervikalnerven sein Analogon hat. Diese Tatsache scheint zu zeigen, daß bei den normal stattfindenden Muskelwirkungen sämtliche Fasern eines Muskels nicht immer in Tätigkeit versetzt werden müssen, sondern daß sich der Muskel partiell zu kontrahieren vermag. Diese Folgerung wird durch den folgenden Versuch von Gad bestätigt.

Der Lumbalplexus führt beim Frosch in zwei Wurzeln Nervenfasern zum Gastrocnemius. Wenn bei schwach belastetem Muskel die eine oder die andere Wurzel einzeln, oder alle beide zusammen oder der Muskel direkt (tetanisch) gereizt wird, so sind die Zuckungshöhen gleichgroß. Untersucht man aber mit Hilfe des II, S. 7 beschriebenen Apparates die vom Muskel bei seiner (tetanischen) Reizung entwickelte Spannung, so findet man, daß diese bei Reizung der einzelnen Wurzeln geringer als bei Reizung des ganzen Nerven oder des Muskels direkt ausfällt, sowie daß in den beiden letzten Fällen die Spannung des Muskels der Summe der bei einzelner Reizung jeder Wurzel entwickelten Spannungen gleich ist. Dieses Ergebnis zeigt also,

daß bei Reizung verschiedener Nervenwurzeln nicht der ganze Muskel, sondern nur gewisse Muskelfasern erregt werden, daß also jede Nervenwurzel nur eine partielle Kontraktion des Muskels hervorruft. Das Gleiche fanden Lederer und Lemberger bei Reizung der beiden Nerven (N. laryngeus medius und superior), welche den M. cricothyreoideus beim Kaninchen versorgen.

In anderen Fällen aber werden sämtliche Muskelfasern von den beiden Nerven versorgt. So die MM. flexor digitorum communis profundus et sublimis des Kaninchens, die ihre Nerven teils vom N. cervicalis VIII, teils vom N. thoracalis I bekommen. Bei gleichzeitiger Reizung beider Nerven wurde keine größere Spannung erzielt als die, welche der kräftigere Nerv allein für sich bewirkte. Es ist indessen nicht ausgeschlossen, daß auch hier das zentrale Nervensystem gesonderte Impulse zu den einzelnen Fasergruppen abgeben konnte.

Durch derartige partielle Erregungen wird eine sehr feine Abstufung der Muskeltätigkeit je nach der auszuführenden Leistung erzielt. — Wenn keine großen Spannungen entwickelt werden müssen, so kontrahieren sich nur einige Muskelfasern, die übrigen bleiben aber ruhen und ermüden also nicht. Da andererseits der Umfang der Kontraktion nicht von dem Querschnitt, sondern nur von der Länge des Muskels abhängt, so kommt, wie aus den mitgeteilten Versuchen hervorgeht, bei den partiellen Kontraktionen eine gleichgroße Verkürzung wie bei der Tätigkeit des Gesamtmuskels zustande (vgl. auch II, S. 38). Bei einer stärkeren Anstrengung ziehen sich aber alle Muskelfasern zusammen, und erst dadurch bekommt der kontrahierte Muskel die Härte, welche dem kräftig arbeitenden Muskel eigen ist.

§ 6. Ermüdung und Erholung der Muskeln und der Nerven.

a. Die allgemeinen Erscheinungen.

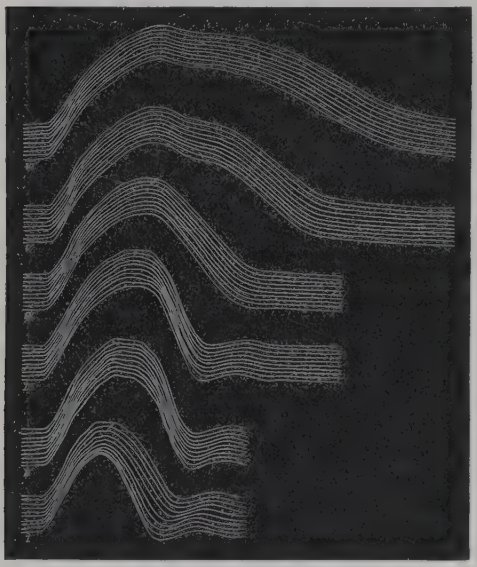
Wenn ein Froschmuskel in nicht zu langen Intervallen (etwa 1—2 Sek.) mit einzelnen Reizen gereizt wird, so werden seine Kontraktionen von Beginn der Zuckungsreihe an gedehnter, indem sowohl der ansteigende als auch, und zwar in einem bei weitem höheren Grade, der absteigende Teil der Kurve immer langsamer verläuft. Anfangs werden die Kontraktionen auch größer (die „Treppe“ von Bowditch und Buckmaster), was nach Fröhlich davon bedingt ist, daß in dem Zeitmoment, in welchem der ermüdete Muskel das Maximum der Verkürzung erreicht, die einzelnen Muskelelemente sich in einem stärkeren Grade der Kontraktion befinden, als dies unter gleichen Umständen beim normalen Muskel der Fall ist (vgl. II, S. 26). Allmählich nehmen die Kontraktionen bis zur vollständigen Erschöpfung am Umfang ab, und gleichzeitig entwickelt sich, je mehr die Ermüdung fortschreitet und je länger mit der Reizung fortgesetzt wird, ein neuer Zustand beim Muskel: nach Ende der Zuckung geht er nicht mehr in seine Ruhelage zurück, sondern bleibt in einem immer höheren Grade zusammengezogen. Der Muskel gleicht zuletzt einer zähen, teigartigen Masse, die mit äußerster Trägheit dem Zuge folgt, welcher sie zur ursprünglichen Form zurückzubringen strebt (Funke). In der, Figur 25, dargestellten Reihe ist der (blutdurchströmte) Muskel in Intervallen von je 1.5 Sekunden gereizt worden. Von je 50 Zuckungen sind aber nur die ersten 10 hier reproduziert, die 6 Kurvenreihen I—VI entsprechen also 300 Einzelbewegungen.

Wenn das Reizintervall noch kürzer (etwa 0.5 Sek.) wird, so erreicht der absteigende Ast der Muskelkurve bei fortschreitender Ermüdung die Abszisse nicht mehr, ehe der folgende Reiz eintrifft, und die Muskelkurve ist einem unvollkommenen, großzackigen Tetanus sehr ähnlich.

Bei längerem Zeitintervall (etwa 6 Sek.) kommt diese Verlängerung der Zuckungsdauer gar nicht oder nur in geringem Umfange zum Vorschein, und nur die Abnahme der Zuckungshöhe stellt den Ausdruck der stattfindenden Ermüdung dar.

Beim blutdurchströmten Muskel der warmblütigen Tiere begegnet man, nach Rollett, nur der letzteren Ermüdungsart — auch bei sehr kurzen Reizintervallen zeigt die Zuckungsdauer im Verlauf der Ermüdung keine wesentliche Zunahme. Infolgedessen werden bei diesen Muskeln die oben erwähnten, unvollkommenen Tetani gänzlich vermißt.

Die Ursache dieser Verschiedenheit liegt nach Schenck und Lohmann in den verschiedenen Temperaturen: bei 32—35° C. zeigt der ermüdende Froschmuskel keine Verlängerung der Zuckungsdauer, während andererseits ausgeschnittene Rattenmuskeln bei 8—12° ganz dieselben Ermüdungserscheinungen als die Froschmuskeln bei derselben Temperatur darbieten.



Figur 25. Veränderungen des Zuckungsverlaufes durch die Ermüdung, nach Rollett.

Nach Lee begegnet man indessen beim ermüdeten Kaltblütermuskel auch bei einer höheren Temperatur eine Verlangsamung des ganzen Zuckungsverlaufes, obgleich sie dabei weniger deutlich ausgeprägt ist, und umgekehrt ist die Verlängerung der Zuckungsdauer des Warmblütermuskels bei niedrigerer Temperatur nur verhältnismäßig gering.

Der Muskel ermüdet nur durch die Arbeit: weder die Belastung an sich, noch eine unwirksame (subminimale) Reizung wirkt auf den Muskel ermüdend.

Die vom ausgeschnittenen Kaltblütermuskel bis zur vollständigen Erschöpfung geleistete Arbeitsmenge ist bei gleichem Reizintervall um so größer, je größer innerhalb gewisser Grenzen die Belastung ist. Bei gleicher Belastung ist dagegen die Gesamtleistung des Muskels von der Reizfrequenz unabhängig; es ist also dem Muskel gleichgültig, ob das in ihm aufgespeicherte Material schneller oder langsamer verbraucht wird (Taskinen). Bei gleicher oder sogar wesentlich geringerer Sekundenarbeit erscheint die Ermüdung um so früher, je größer die Zuckungsfrequenz ist (Gildemeister).

Die Erholung des ausgeschnittenen Muskels geht wahrscheinlich nie bis zur vollständigen Restitution seiner Arbeitsfähigkeit. Der ziemlich vollständig erschöpfte blutdurchströmte Muskel erholt sich innerhalb etwa 3—6 Stunden nahezu vollständig. Bei genügend kleiner Reizfrequenz — eine Reizung etwa jede 10. bis 11. Sekunde — bleibt die Höhe der Zuckung lange Zeit hindurch unverändert, woraus folgt, daß etwa diese Zeit zur völligen Erholung des Muskels genügt. Bei kurzem Reizintervall — 1—2 Sekunden — ermüden blutdurchströmte Muskeln etwa ebenso schnell als ausgeschnittene; erst bei einem Reizintervall von 4—5 Sekunden fängt die Einwirkung des Blutstromes an, sich geltend zu machen.

Betreffend die Ermüdung der Nerven müssen wir die lokale Ermüdung, welche bei künstlicher Reizung an dem Reizorte auftritt und zum Teil wenigstens von der schädlichen Wirkung des inadäquaten Reizmittels bedingt ist, von der Ermüdung genau unterscheiden, welche durch die Fortpflanzung der Erregung möglicherweise hervor-

gerufen wird. Da nur die letztere für das normale Verhalten des Nerven maßgebend ist, werde ich sie hier allein besprechen.

Wenn man einen motorischen Nerven reizt, so findet man, daß die Muskelzuckungen bald immer niedriger werden, bis sie endlich aufhören und zwar auch in dem Falle, daß man den Reizort wechselt, um der lokalen Ermüdung vorzubeugen. Ein derartiger Versuch ist indes nicht eindeutig, denn die Ursache der stattfindenden Ermüdung kann ja am Muskel selber liegen.

Man muß also den Versuch so anordnen, daß der Muskel trotz einer ununterbrochen stattfindenden Reizung des Nerven nicht erregt wird. Dieses Postulat löste Bernstein in der Weise, daß er den Frosch-Ischiadicus in großer Entfernung vom M. gastrocnemius mit tetanisierenden Induktionsströmen reizte und zwischen dieser Stelle und dem Muskel einen genügend starken konstanten Strom durch den Nerven leitete. Die Hemmung an dessen Anode verhinderte die höher ausgelöste Erregung, sich zum Muskel fortzupflanzen. In dieser Weise fand nun Bernstein, daß der Nerv viel weniger ermüdbar war als der Muskel.

Nach derselben Methode konnte Wedensky einen motorischen Froschnerven 6 Stunden lang reizen, ohne den Nerven zu erschöpfen. — Auch an warmblütigen Tieren ist die Tatsache der geringen Ermüdbarkeit des Nerven von Langendorff, Bowditch u. a. nachgewiesen worden. Man vergiftet ein Tier mit einem Gift, welches die peripheren Endapparate eines zentrifugalen Nerven außer Tätigkeit versetzt (für die motorischen Nerven Curare, für den Herzvagus Atropin); das Gift wird allmählich vom Körper abgegeben, und die nervösen Endapparate erhalten ihre Leistungsfähigkeit wieder. Es dauert aber mehrere Stunden, bis dies eintrifft, und eine während dieser Zeit stattfindende Reizung des Nerven bleibt natürlich erfolglos. Wenn die Vergiftung aber zu verschwinden beginnt, so tritt die Wirkung der Nervenreizung zum Vorschein: die stundenlang fortgesetzte Reizung hat den Nerven nicht ermüdet. Desgleichen beobachteten Brodie und Halliburton, daß marklose Nerven, wie der N. splenicus, noch nach einer 6 Stunden langen künstlichen Reizung nicht ermüdet waren, und Beck gelang es, 17 Stunden den Halssympathicus der Katze zu reizen, ohne den Nerven vollständig zu ermüden, wie aus der beobachteten Kontraktion des Irisdilatators nachgewiesen wurde.

Übrigens kann man an zahlreichen anderen Erscheinungen nachweisen, daß die Nerven noch eine viel größere Ausdauer haben. Wissen wir doch, daß mehrere zentrifugale Nerven, wie vor allem der Herzvagus, tonisch erregt sind und sich in einer stetigen, wenn auch verschieden intensiven Tätigkeit befinden, sowie daß dasselbe auch bei den zentripetalen Nerven der Fall ist, wovon wir in den kontinuierlichen Schmerzen bei gewissen Nervenleiden ein Beispiel haben.

Aus diesen Erfahrungen hat man gefolgert, daß die Nerven überhaupt nicht ermüden, und es kann nicht verneint werden, daß diese Auffassung in gewisser Hinsicht begründet ist. Indessen darf man sich die Sache nicht in der Weise vorstellen, daß im tätigen Nerven gar keine Stoffwechselvorgänge stattfänden und daß er nur wie z. B. ein elektrischer Leitungsdraht die Reizübertragung vermittelt. Schon von vornherein ist diese Vorstellung wenig wahrscheinlich, da doch der Nerv ein lebendiges Gewebe darstellt; es liegen aber mehrere direkte Beobachtungen vor, welche das Vorhandensein von chemischen Vorgängen im Nerven mit aller Bestimmtheit dartun. Hierher gehört vor allem der Nachweis, daß ein Nerv bei vollständigem Sauerstoffmangel innerhalb 5—6 Stunden ganz unerregbar wird, bei wieder stattfindender Sauerstoffzufuhr aber schon innerhalb 3—10 Minuten seine Erregbarkeit aufs neue erlangt (v. Baeyer). Diese Erscheinung sowie die Tatsache, daß der dauernd gereizte Nerv in O-freier Atmosphäre seine Leistungsfähigkeit schneller verliert, als ein in gleicher Atmosphäre gehaltener ruhender Nerv (Thörner), ferner die Kohlensäurebildung bei der Nerventätigkeit (vgl. II, S. 32) und die verhältnismäßig große Blutzufuhr bei den Nerven der Warmblüter be-

stätigen, daß der Nerv hinsichtlich der in ihm stattfindenden Prozesse den anderen Organen des Körpers gegenüber keine prinzipielle Differenz darbietet.

Eine wirkliche Nervenermüdung wies zum ersten Male Garten am marklosen N. olfactorius des Hechtes auf, indem hier der Aktionsstrom bei wiederholter Reizung allmählich immer mehr abnahm und schließlich vollständig verschwand.

Bei den markhaltigen Nerven fand F. W. Fröhlich, daß ihre refraktäre Periode während Erstickung oder Narkose durch eine anhaltende Reizung allmählich verlängert wurde, und lieferte hierdurch einen direkten Beweis für die Ermüdbarkeit der Nerven unter den genannten Bedingungen.

Am frischen Nerven wurden dann Ermüdungserscheinungen von Boruttau, Thörner, Haberlandt und C. Tigerstedt beobachtet und näher untersucht. Aus diesen läßt sich unter anderem folgendes entnehmen.

Durch eine tetanisierende Reizung wird der Verlauf des einzelnen Aktionsstromes immer mehr verlängert; da die Stärke desselben gleichzeitig nur wenig abnimmt, findet jetzt eine Art von Superposition statt und der Galvanometerausschlag nimmt zu. Diese Zunahme ist also als erster Ausdruck der beginnenden Ermüdung aufzufassen, was außerdem noch daraus hervorgeht, daß dabei die Erregbarkeit des Nerven abgenommen hat.

Bei weiter fortschreitender Ermüdung vermindert sich die Stärke der einzelnen Aktionsströme in einem so hohen Grade, daß die Verlängerung ihrer Dauer nicht mehr eine deutliche Abnahme des Galvanometerausschlages verhindern kann.

Außerdem wird die refraktäre Periode allmählich immer länger, so daß bei einer genügend großen Reizungsfrequenz nur jede zweite, dann jede vierte Reizung eine Wirkung entfaltet. Desgleichen nimmt auch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung allmählich ab.

Alle diese Erscheinungen treten um so früher, d. h. nach einer um so kürzer dauernden Reizung, hervor, je größer die Frequenz der Reizung und je niedriger die Temperatur des Nerven ist.

Als Ausdruck eines Restitutionsvorganges wird die von Hering entdeckte positive Nachschwankung des Demarkationsstromes aufgefaßt. Bei der Ableitung des Nerven vom Längs- und Querschnitt geht nämlich der Demarkationsstrom nicht sogleich nach Ende der Reizung auf seine Ruhelage zurück, sondern bleibt eine Zeitlang stärker als vor der Reizung, was durch eine vermehrte Positivität des Längsschnittes, wie Garten nachwies, verursacht ist. Alles, was die Ermüdung des Nerven begünstigt, setzt die positive Nachschwankung herab oder hindert ihr Entstehen; sie bleibt also um so leichter aus, je größer die Frequenz der Reizung und je niedriger die Temperatur des Nerven ist (C. Tigerstedt). Auch verschwindet sie bei Sauerstoffmangel früher als der Aktionsstrom (Sochor), und zur Zeit ihres Bestehens ist der durch eine neue Reizung hervorgerufene Aktionsstrom stark vermindert (Veszi).

Wenn nach tetanisierender Reizung vom Nerven aus der Muskel nicht mehr reagiert, so können bei direkter Muskelreizung dennoch Kontraktionen erhalten werden. Da die Nerven selbst nur langsam ermüden, muß die Ursache dieser Erscheinung darin gesucht werden, daß die motorischen Nervenendigungen früher ermüden als die Muskelsubstanz (Waller).

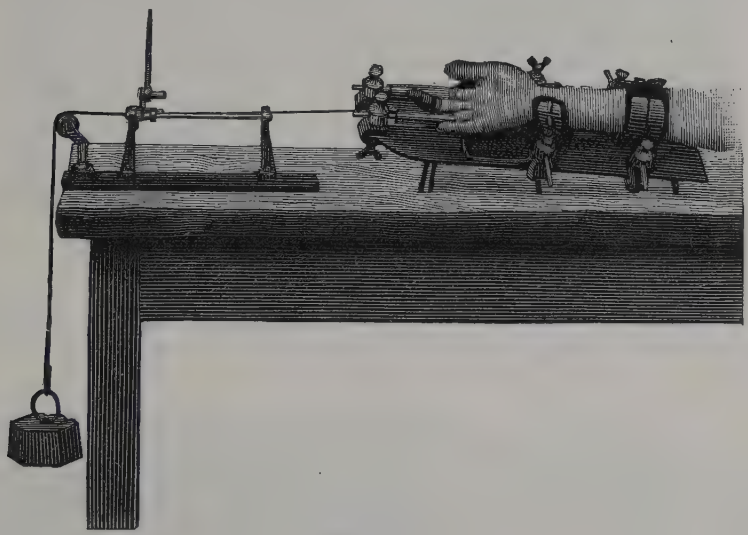
b. Die Ermüdungserscheinungen beim Menschen.

Die beim Menschen auftretenden Ermüdungserscheinungen sind in neuerer Zeit insbesondere mittels eines von Mosso konstruierten Apparates, des Ergographen, von mehreren Autoren untersucht worden.

Der Ergograph ist speziell für die Beuger des Mittelfingers konstruiert und besteht aus zwei Teilen, einem, welcher die Hand festhält, und einem anderen, welcher

die Muskelzuckungen registriert. Der ganze Apparat ist in Figur 26 abgebildet. Der Unterarm wird durch die Kissen und die Hand vorn durch zwei Messingröhren fixiert, in welche der Zeigefinger und der vierte Finger gesteckt werden. An die Mittelphalange des Mittelfingers wird eine Schnur befestigt, welche die Belastung und den Schreibhebel trägt. Dieser zeichnet auf einem langsam rotierenden Zylinder die Kontraktionen des Muskels etwa in doppelter Größe. Die Arbeit des Muskels ist natürlich das Produkt der wirklichen Zuckungshöhe durch die Belastung.

Wie ersichtlich, können bei der Anwendung dieses Apparates nur ganz kleine Muskelmassen benutzt werden; um die Ermüdungserscheinungen auch an größeren Muskelmassen studieren zu können, hat man Ergographen gebaut, welche in gleicher Weise wie der von Mosso gestatten, den Verlauf der Ermüdung in seiner Abhängigkeit von verschiedenen Variabeln zu verfolgen. Unter diesen ist besonders der Apparat von Johansson zu nennen, bei welchem die Arbeit von den beiden Armen geleistet wird.



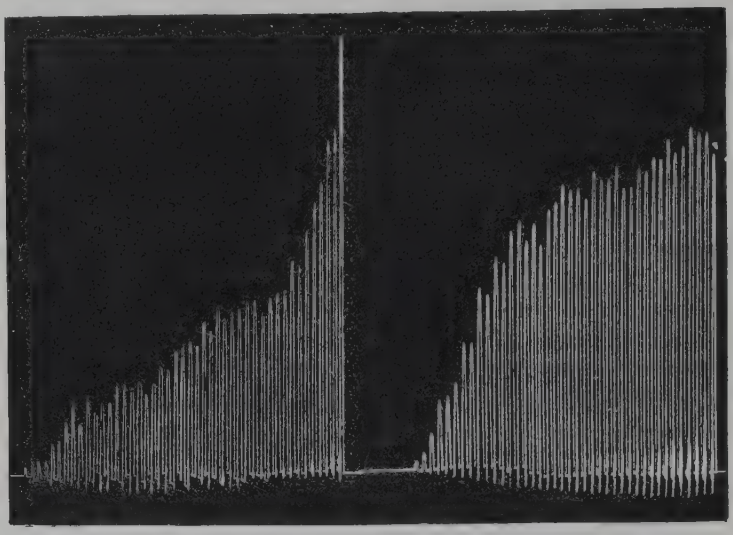
Figur 26. Ergograph, nach Mosso.

Wenn nun die Belastung nicht zu gering ist und das Intervall zwischen je zwei Kontraktionen nicht zu groß ist, so nimmt die Höhe der Kontraktion ununterbrochen ab, bis endlich die Versuchsperson es nicht mehr vermag, die Belastung zu heben. Sie ist jetzt für diese Belastung erschöpft, kann aber, wenn die Belastung vermindert wird, die Arbeitsleistung unmittelbar fortsetzen.

Der allgemeine Verlauf der Ermüdungskurve gestaltet sich bei Anwendung des Ergographen von Mosso entweder so, daß sie wie in Figur 27 beim Beginn der Arbeit rapid, gegen das Ende weniger rasch abnimmt, oder auch so, daß die Abnahme zu Anfang gering, gegen Ende dagegen schnell ist (Fig. 28). Nach den Angaben von Mosso hat jedes Individuum seine eigenartige Ermüdungskurve, weshalb die von verschiedenen Individuen geschriebenen Kurven leicht voneinander zu unterscheiden sind.

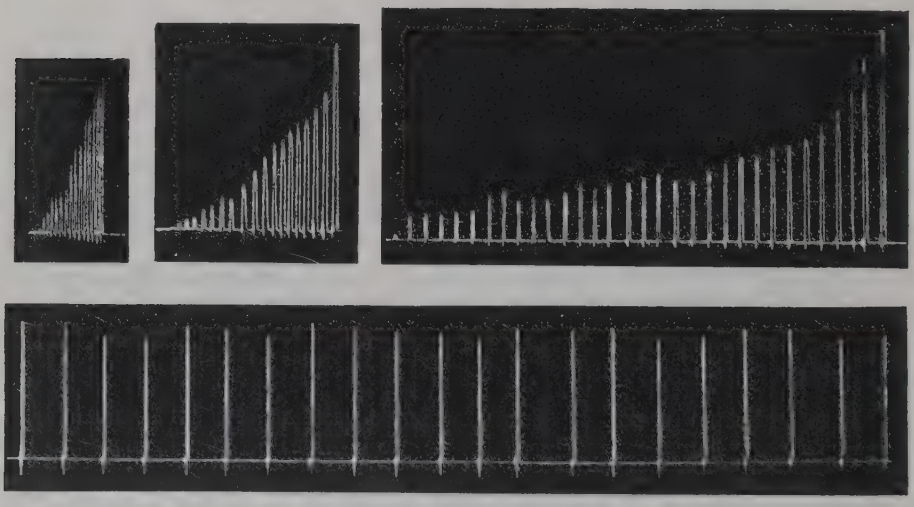
In bezug auf die Variabeln, welche den Gang der Ermüdung beeinflussen, haben wir in erster Linie den Einfluß der Kontraktionsfrequenz bei konstanter Belastung zu untersuchen. Die Figuren 29—32 ergeben, daß die Erschöpfung um so schneller eintritt, je geringer das Intervall zwischen zwei Kontraktionen

ist. In Figur 29 (Belastung 6 kg, Kontraktion einmal jede Sekunde) finden wir nur 14 Kontraktionen bis zu vollständiger Erschöpfung, mechanische Arbeit = 0.912 kg-m.



Figur 27 und 28. Ergographische Kurven, nach Mosso. Von rechts nach links zu lesen.

In Figur 30 (Kontraktion einmal jede 2. Sekunde) ist die Anzahl der Kontraktionen, 18, die mechanische Arbeit 1.080 kg-m. In Figur 31 (Kontraktion einmal in 4 Se-

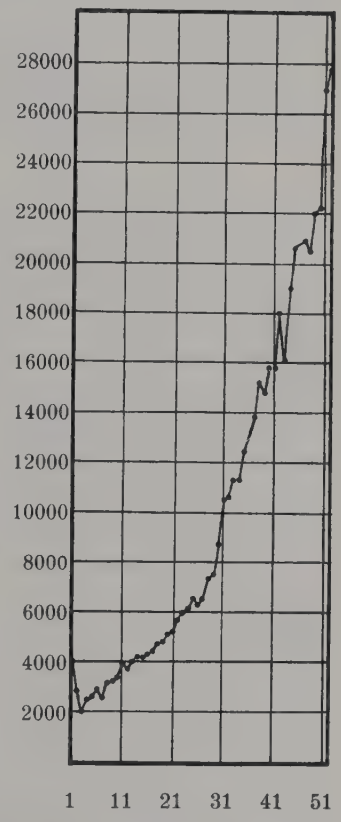


Figur 29—32. Verlauf der Ermüdung bei verschiedener Kontraktionsfrequenz, nach Maggiora. Von rechts nach links zu lesen.

kunden) ist die Anzahl der Kontraktionen 31, die mechanische Arbeit 1.842 kg-m. Bei einem Rhythmus von einer Kontraktion in 10 Sekunden erschien gar keine Ermüdung (Figur 32).

Also genügt eine Ruhezeit von 10 Sekunden, um den Skelettmuskel vollständig ausruhen zu lassen — was mit dem Verhalten des blutdurchströmten Froschmuskels genau übereinstimmt (vgl. II, S. 42).

Wenn der Muskel in einem schnellen Rhythmus bis zu vollständiger Ermüdung arbeitet, so braucht er, um sich vollkommen zu erholen, eine verhältnismäßig lange Zeit, in Versuchen von Maggiora $1^1/_2$— 2 Stunden. Bei diesen Versuchen stellte es sich ferner heraus, daß die letzten Kontraktionen einer vollständigen Ermüdungsreihe am schädlichsten sind. Wenn man von dem Muskel nur den ersten Teil der Ermüdungsreihe, etwa 15 Kontraktionen, ausführen läßt und ihm dann eine Ruhezeit gönnt, so wird der Muskel vollständig ausgeruht innerhalb einer viel kürzeren Zeit als derjenigen, welche der vollständig ermüdete Muskel zur Erholung braucht. Infolgedessen wird die gesamte, während eines Tages zu leistende Arbeit bei der betreffenden Anordnung beträchtlich größer. Ein Muskel machte z. B. während 14 Stunden alle 30 Minuten 15 Kontraktionen, mechanische Arbeit 26.9 kg-m; derselbe Muskel schrieb jede zweite Stunde die ganze Ermüdungsreihe, mechanische Arbeit 14.7 kg-m, Differenz 12.2 kg-m.



Figur 33. Einwirkung der Übung auf das Leistungsvermögen der menschlichen Muskeln, nach Peder.

Mit diesen Erfahrungen stimmen die von Öhrwall über die Genauigkeit, mit welcher man mit geschlossenen Augen einen gegebenen Punkt durch eine Armbewegung treffen kann, vollständig überein. Das beste Resultat wurde nämlich erhalten, wenn die Arbeit vor dem ersten Gefühl von Müdigkeit unterbrochen wurde; wurde die Arbeit trotz der Müdigkeit fortgesetzt, so nahm sogar die schon erlangte Fertigkeit mehr oder minder ab.

Unter anderen Umständen, welche auf die Ermüdung einwirken, seien noch die folgenden erwähnt. Anämie, Fasten, Mangel an Schlaf setzen das Arbeitsvermögen herab und beschleunigen das Eintreten der Erschöpfung. Dagegen wird die Leistungsfähigkeit erhöht durch Ruhe, Nahrungsaufnahme sowie durch Massage, letzteres auch in dem Fall, wenn der Muskel früher nicht ermüdet wurde. Wie Rancken und Palmén nachgewiesen haben, liegt die Wirkung der Massage auf die Leistungsfähigkeit des Muskels nur zum kleinsten Teil oder gar nicht in der durch sie hervorgebrachten lebhafteren Zirkulation des Blutes und der Lymphe, sondern muß vor allem in dem durch die Massage ausgeübten direkten Einfluß auf die kontraktile Substanz des Muskels gesucht werden, was übrigens auch aus Ruges Versuchen an ausgeschnittenen Froschmuskeln hervorgeht.

Die Ermüdung einer Muskelgruppe übt einen nicht zu verkennenden Einfluß auf andere Muskeln aus, indem z. B. Ermüdung der Beine die Ermüdung in den Armen beschleunigt, und zwar mehr oder weniger je nach der geringeren oder größeren Muskelübung der betreffenden Individuen.

Auch hat man nachweisen können, daß eine rein geistige Arbeit die Muskelermüdung außerordentlich beschleunigt. Man könnte glauben, daß die Ermüdung hier eine rein zentrale sei; die Sache ist jedoch viel komplizierter, denn es

zeigt sich dasselbe Resultat, wenn man an einem durch geistige Arbeit Ermüdeten den N. medianus oder die Beugemuskeln des Fingers direkt reizt.

Durch andere Versuche, deren Anordnung hier nicht näher beschrieben werden kann, hat Mosso dargetan, daß, während die durch den Muskel geleistete mechanische Arbeit zur Abnahme neigt, die Nervenanstrengung und die Intensität der Prozesse, welche die Kontraktion hervorrufen, progressiv wachsen, daß also der ermüdende Muskel eines kräftigeren Nervenreizes benötigt, um sich zusammenzuziehen. Bei zweckmäßiger Arbeitsweise kann sogar die von den Muskeln geleistete Arbeit noch keine Ermüdungserscheinungen anzeigen, obgleich die nervösen Mechanismen schon im hohen Grade angestrengt sind. Wie Treves bemerkt, liegt hierin die Erklärung der Beobachtung, daß Athleten nicht selten von schweren neurasthenischen Beschwerden angegriffen werden.

Zur Charakteristik der Ermüdung muß noch die Tatsache erwähnt werden, daß die der Arbeitseinheit entsprechende CO_2-Abgabe und O-Aufnahme bei ermüdeten Muskeln entschieden zunehmen, d. h. die Ausnützung der Energie wird infolge der Ermüdung immer ungünstiger.

c. Muskelübung und größte Leistungsfähigkeit der Muskeln.

Zur Aufklärung darüber, in welchem Grade das Leistungsvermögen der Muskeln durch eine konsequente Übung vermehrt wird, verweise ich auf Figur 33. Die hier zusammengestellten Versuche sind am Ergographen von Johansson mit einer Belastung von 25 kg ausgeführt worden. Die Belastung wurde jede 2. Sekunde so hoch wie möglich gehoben und damit bis zu vollständiger Ermüdung fortgesetzt. Nun wurde eine Ruhepause von 3 Minuten eingeschaltet und dann die Arbeit im gegebenen Rhythmus wieder fortgesetzt. In dieser Weise wurden in jedem Versuch, d. h. jeden Tag, insgesamt 20 Perioden ausgeführt.

Wie aus der Figur ersichtlich, nimmt die Arbeitsmenge während der ersten 2 Tage von 4000 auf 2000 kg-m ab; sie wird dann größer und steigt im Laufe von 50 Tagen auf die Höhe von 28000 kg-m an.

Um die Muskeln auf diesem hohen Grad von Leistungsfähigkeit zu erhalten, müssen sie täglich geübt werden, sonst sinkt die Leistungsfähigkeit wieder herab. Als die Arbeit für die Zeit von einer Woche unterbrochen wurde, war die Leistung auf 67 Proz. des am letzten Arbeitstage erreichten Maximums herabgesunken, blieb aber bei einmal wöchentlicher Arbeit auf dieser Höhe stehen. Eine neu eingeschaltete, 2 Wochen lange Unterbrechung verursachte eine Abnahme auf 37 Proz., und nach einer zweimonatlichen Unterbrechung sank die Arbeit schließlich auf 29 Proz. des Maximums herab. Die durch die Arbeit erlangte Leistungsfähigkeit geht also nach Unterbrechung der Arbeit nur verhältnismäßig langsam zurück (Peder).

Bei der fortschreitenden Übung nähert sich die während der späteren Perioden in einem und demselben Versuch geleistete Arbeit ihrer Größe nach immer mehr dem Arbeitsquantum während der ersten Perioden, was am deutlichsten aus einem Vergleich des dabei stattfindenden Maximums und Minimums hervorgeht. In der Versuchsreihe von Peder betrug das

Minimum während der ersten Tage nur 11 Proz. des Maximums; nach etwa 30 Tagen war es auf durchschnittlich 63 Proz. gestiegen und erreichte am Schluß der Reihe mehr als 70 Proz. Daraus folgt, daß gerade das Vermögen einer dauernden Leistung durch die Übung immer mehr gesteigert wird.

In Übereinstimmung damit steht die Tatsache, daß bei der Arbeit gegen eine stark gespannte Feder nach genügend fortgeschrittener Übung früher als sonst ein Stadium eintritt, bei welchem die mittlere Maximalspannung nicht mehr, wie dies bei ungeübten Muskeln der Fall ist, steil absinkt, sondern mit einigen Schwankungen lange um einen gewissen mittleren Wert oszilliert (Hellsten).

Andererseits ist die Abnahme der Leistungsfähigkeit nach Unterbrechung der Übung wesentlich auf die Herabsetzung des Vermögens einer Dauerleistung zu beziehen.

Nach weit fortgeschrittener Übung untersuchte Palmén den Einfluß einiger Variabeln auf die Ermüdung, um solcherart zu ermitteln, unter welchen Bedingungen die größte und am längsten dauernde Arbeitsleistung erzielt werden konnte. Er fand dabei, teilweise unter Bestätigung früherer Erfahrungen, folgendes.

Wenn Hubhöhe und Rhythmus konstant erhalten werden, die Belastung dabei aber variiert, so ist die Gesamtarbeit um so geringer, je größer die Belastung — was übrigens selbstverständlich ist, denn unter diesen Bedingungen ist ja auch die Arbeit um so größer, je größer die Belastung. Werden aber die Versuche so angeordnet, daß die Sekundenarbeit gleich ist, indem bei konstantem Rhythmus Belastung und Hubhöhe in umgekehrtem Verhältnis variieren (z. B. 20 kg $\times$ 0.4 m oder 40 kg $\times$ 0.2 m), so ist die Gesamtarbeit um so größer, je kleiner die Belastung und verhält sich innerhalb gewisser Grenzen umgekehrt proportional gegen diese.

Wir müssen also zwischen dem physiologischen und dem mechanischen Arbeitsäquivalent einen bestimmten Unterschied machen. Mechanisch ist 20 kg $\times$ 0.4 m genau gleich 40 kg $\times$ 0.2 m oder 60 kg $\times$ 0.134 m $=$ 8 kg-m; wenn es aber gilt, eine Arbeit von 8 kg-m in einem bestimmten Rhythmus und bestimmten Ruhepausen usw. auszuführen, so stellt sich die Ermüdung bei der größeren Belastung viel früher als bei der kleineren ein, und die Gesamtleistung wird im letzten Falle viel größer. Als physiologisch äquivalent können Arbeitsmengen daher bezeichnet werden, welche alle beide zu demselben Grad von Ermüdung führen und also etwa die gleiche körperliche Anstrengung repräsentieren.

Wenn die Versuche Palméns aus diesem Gesichtspunkte zusammengestellt werden, so finden wir, daß die Gesamtleistung bei gleicher Sekundenarbeit bis zur Ermüdung bei 40 kg Belastung 65 %, bei 50 kg Belastung 42 % und bei 60 kg Belastung 23 % der Arbeistleistung bei 30 kg Belastung beträgt, d. h. das physiologische Äquivalent einer Arbeit von 100 kg-m bei einer Belastung von 30 kg ist bei gleich großer Sekundenarbeit für eine Belastung von bzw. 40, 50 und 60 kg gleich bzw. 65, 42 und 23 kg-m.

Andererseits scheint gerade die Arbeitsleistung und nicht die Anstrengung das wichtigste Moment bei der Kräftigung der Muskeln durch die Übung darzustellen, indem die zu baldiger Ermüdung führende Arbeit mit einer großen Belastung die Leistungsfähigkeit der Muskeln lange nicht in demselben Maße vermehrt als eine lange fortgesetzte, mechanisch beträchtlichere Arbeit mit einer verhältnismäßig kleinen Belastung. Es versteht sich von selber, daß eine zu schwache Belastung in dieser Hinsicht überhaupt keinen Einfluß ausüben kann.

Bei einer und derselben Belastung ist die Gesamtarbeit um so größer, je kleiner die Sekundenarbeit ist.

Um bei verschieden großer Belastung eine gleichgroße stündliche Arbeitsleistung zu erzielen, muß der Rhythmus bei der größeren Belastung in viel stärkerer Proportion verlangsamt werden, als die Zunahme der Belastung stattfindet.

Für jedes von der Versuchsperson überhaupt zu bewältigendes Gewicht gibt es einen Rhythmus, bei welchem dieses beliebig lange gehoben werden kann, und zwar ist dieser Rhythmus um so langsamer, je größer das Gewicht ist, und umgekehrt für jeden gegebenen, nicht zu schnellen Rhythmus läßt sich eine Belastung finden, mit welcher die Arbeit beliebig lange ausgeführt werden kann, und welche also die für den betreffenden Rhythmus günstigste Belastung darstellt.

Um diese Größe der Belastung näher festzustellen, hat Treves ausgedehnte Versuchsreihen ausgeführt. Er bestimmt das Gewicht, bei welchem der ganz unermüdete Muskel die größte Arbeitsleistung erreicht und läßt die Versuchsperson mit dieser Belastung arbeiten. Wenn dann, infolge der allmählich eintretenden Ermüdung, die Kontraktionshöhe abzunehmen beginnt, wird die Belastung so weit vermindert, daß die Zuckungshöhe wieder den ursprünglichen Betrag erreicht. In dieser Weise wird nun der Versuch fortgesetzt, und man kommt dann endlich zu einer Belastung (Endmaximalgewicht), mit welcher die Versuchsperson Kontraktionen erwähnten Umfanges in dem bestimmten Rhythmus beliebig lange auszuführen vermag. Solcher Art arbeiten diejenigen Skelettmuskeln, welche, wie die Respirationsmuskeln, eine ununterbrochene rhythmische Tätigkeit ausüben; auch die körperliche Arbeit, so wie sie bei den Leistungen des täglichen Lebens ausgeführt wird, findet wesentlich nach demselben Prinzip statt.

SEP 18 1905

Was hier über die Ermüdung und Erholung gesagt ist, gilt zunächst nur von den Skelettmuskeln. Andere Muskeln ermüden viel langsamer und haben eine viel kürzere Erholungszeit nötig, um dauernd leistungsfähig zu bleiben. Das beste Beispiel davon liefert uns das Herz, welches von Anfang bis Ende des Lebens ununterbrochen arbeitet, mit Ruhepausen, die nur etwa 0.4 Sekunde und weniger betragen.

Über die maximale Leistungsfähigkeit des Menschen bei verschiedenartiger Arbeit enthält folgende von Blix entworfene Tabelle einige Angaben.

Arbeitsform	Zeit	Kg-m pro Sekunde	Beobachter
Berg- und Treppensteigen . .	8 St.	10.5	Weissbach
Als Träger	8 St.	11.0	Gerstner
Stationäres Fahrrad	3 St.	13.6	Benedict
Mit der Handkurbel	$1^1/_2$ St.	12.5	Sjöström
Mit der Handkurbel	41 Min.	13.5	Sjöström
Mit der Handkurbel	30 Min.	12.5	Sjöström
Mit der Handkurbel	15 Min.	17.0	Sjöström
Wettrudern	7 Min.	18.7	Haughton
Mit der Handkurbel	5 Min.	19.5	Sjöström
Mit der Spritze	2 Min.	28.6	Hartig
Mit der Spritze	2 Min.	30.0	Hartig
Mit der Handkurbel	$1^1/_2$ Min.	27.7	Sjöström
Ziehen	48 Sek.	30.0	Hellsten
Treten	30 Sek.	60.9	Blix
Treppensteigen ohne Last . .	4 Sek.	101.2	Blix
Treppensteigen mit Last . . .	4.5 Sek.	95.4	Blix

Wie ersichtlich ist die pro Sekunde berechnete Arbeitsleistung in der Regel um so größer, je kürzer die Arbeitsdauer gewesen ist.

§ 7. Die Totenstarre.

Wenn der Muskel vom Körper herausgeschnitten oder vom Kreislauf ausgeschaltet wird, geht er innerhalb einer kürzeren oder längeren Zeit (10 Minuten bis mehrere Stunden) in die Totenstarre über. Er wird jetzt kürzer, dicker, fester, trübe, undurchsichtig und weniger dehnbar; seine Reaktion wird sauer, was zum Teil wenigstens durch eine von der Milchsäure hervorgerufene Umsetzung eines Teiles des Diphosphates in Monophosphat bedingt sein dürfte.

Die Totenstarre tritt nach strenger Muskelarbeit leichter als sonst ein, erscheint aber auf der anderen Seite um so später, wenn der Muskel wegen Durchtrennung seines Nerven gelähmt ist. Sie ist die Ursache der nach dem Tode erscheinenden Rigidität des Körpers und tritt unter gewissen Umständen, welche bis jetzt nicht nachgeahmt werden konnten, sogleich nach dem Tode ein, so daß der Körper in der von ihm im Todesaugenblick angenommenen Stellung erstarrt.

In Ringerlösung und bei einem Sauerstoffdruck von 2—4 Atmosphären geht die Erregbarkeit des ausgeschnittenen Säugetiermuskels erst nach 12—27 Stunden verloren, und nach dem Tode zeigt der Muskel keine Starre oder Verkürzung. Die in Entwicklung begriffene Starre wird durch Sauerstoff unter hohem Drucke sogleich gehemmt. Die Totenstarre muß daher gewissermaßen als Ausdruck einer Erstickung des Muskels aufgefaßt werden (Winterstein); da sie auch sonst in mehreren Punkten eine gewisse Ähnlichkeit mit der Muskelkontraktion darbietet, wird sie vielfach als die letzte Lebensäußerung des Muskels aufgefaßt.

Die Totenstarre wird von den meisten Autoren als eine Gerinnung der Muskeleiweißkörper aufgefaßt. Demgegenüber vertreten Meigs, sowie v. Fürth und Lenk die Ansicht, daß die natürliche Starre durch einen Quellungsvorgang verursacht ist, indem die fibrillären Elemente des Muskels durch die beim Aufhören der Blutströmung auftretende Milchsäure auf Kosten des Sarkoplasmas zum Quellen gebracht werden. Durch weitere Säureanhäufung kommt es zu einer allmählich fortschreitenden Gerinnung des Muskeleiweißes, welche ihrerseits mit einem verminderten Wasserbindungsvermögen, d. h. mit einem Entquellungsvorgange einhergeht, wodurch die Starre wieder gelöst wird. Hierbei ist jede Beteiligung von Fäulniserregern ausgeschlossen (Weiss und Karpa).

Als Stütze dieser Auffassung bemerken v. Fürth und Lenk unter anderem, daß alle Faktoren, welche die Gerinnung der Eiweißkörper beschleunigen, auch die Lösung der natürlichen Starre begünstigen.

Folgende Erfahrung zeigt, daß eine Muskelstarre ohne Gerinnung tatsächlich auftreten kann. Wenn Froschmuskeln auf etwa — 15° C. abgekühlt werden, so gehen sie in die Starre über, bleiben aber transparent und reagieren neutral oder schwach alkalisch auf Lackmus usw. Durch Extraktion mit 0.7 prozentiger Kochsalzlösung erhält man aus ihnen eine Flüssigkeit, welche, ganz wie der entsprechende Extrakt aus nichtstarren Muskeln, spontan oder durch Wärme gerinnt und sich weder in bezug auf die Azidität, noch auf den Gehalt an Stickstoff von diesem unterscheidet (Folin).

In bezug auf die Muskelstarre ist noch zu bemerken, daß sie durch Wärme wie durch viele chemische Einwirkungen in hohem Grade gefördert wird. Es ist ganz sicher,

daß die unter diesen verschiedenen Umständen hervorgerufene Starre ihrem Wesen nach wesentlich verschieden sein kann; so stellt z. B. die Wärmestarre ohne Zweifel eine Gerinnungstarre dar.

Übrigens bieten die Gerinnungserscheinungen beim Muskel und bei den Muskelextrakten vielerlei Eigentümlichkeiten dar, und eine befriedigende theoretische Auffassung der Muskelstarre ist noch bei weitem nicht erzielt worden.

Bei gewissen Formen der Muskelstarre wenigstens hat man mittels Durchleitung von arteriellem Blut den Muskel wieder leistungsfähig machen können und sogar beobachtet, daß (bei Warmblütermuskeln in 0.7 prozentiger Kochsalzlösung) die Erregbarkeit die vollendete Lösung der Starre um 2—6—28 Stunden überdauert hat (vgl. die Erfahrungen über das Herz, I, S. 256).

§ 8. Anhang. Die glatten Muskeln.

Unsere Kenntnisse betreffend die allgemeinen Eigenschaften dieser Muskeln sind vorläufig sehr unbefriedigend, was vor allem davon abhängt, daß wir bei unseren Versuchen ihre Bewegungen usw. nur unvollständig beherrschen können. In vielen Organen enthalten die aus glatten Muskelzellen gebauten Häute zahlreiche Ganglienzellen, deren Einfluß sich nicht immer unzweideutig feststellen läßt; die glatten Muskeln reagieren bei künstlicher Reizung im allgemeinen sehr langsam, und infolgedessen ist es nicht leicht zu entscheiden, ob eine stattfindende Kontraktion einer einfachen Zuckung oder einem Tetanus gleichzusetzen ist; bei verschiedenen Tieren und in verschiedenen Organen verhalten sich die glatten Muskeln in vielerlei Hinsicht verschieden; endlich verlaufen die glatten Muskelzellen in der Regel in mehreren Richtungen, was seinerseits der Deutung ihrer Kontraktionskurve in gewissen Beziehungen nicht unerhebliche Schwierigkeiten bereitet. Letzterer Übelstand kann indes durch geeignete Wahl des Versuchsobjektes vermieden werden. Der Retractor penis beim Hunde z. B. besteht aus lauter parallelen Muskelzellen. Ebenso ist die Muscularis des Froschmagens in gewissen Abteilungen wenigstens nur aus Muskelzellen gebildet, welche in einer und derselben Richtung (zirkular) verlaufen; ein daraus ausgeschnittener Ring ist also einem parallelfaserigen quergestreiften Muskel ziemlich ähnlich.

Die Dehnbarkeit des glatten Muskels ist verhältnismäßig groß und die elastische Nachwirkung sehr bedeutend. Daher kann derselbe Betrag der Dehnung durch ein kleines Gewicht, das lange Zeit einwirkt, wie durch ein großes Gewicht in kurzer Zeit hervorgebracht werden. Nach einer größeren dauernden Dehnung wird durch eine eingeschaltete Kontraktion die frühere Länge des Muskels wieder erreicht und kann, wenn mehrere Kontraktionen aufeinander folgen, für einige Zeit erhalten bleiben. Die elastischen Eigenschaften der glatten Muskeln stehen also in inniger Beziehung zu ihrer Tätigkeit (P. Schultz).

Hohlräume, deren Wand von glatten Muskeln gebildet wird, können bei einem und demselben inneren Druck sehr verschiedene Mengen Flüssigkeit fassen. Dies beruht nach Grützner auf einer Verschiebung der einzelnen kontraktilen Elemente der Länge und Quere nach, wie auch auf der Verlängerung der einzelnen Elemente.

Wenn die glatten Muskeln vom Körper herausgeschnitten werden, so verfallen sie leicht in eine tonische Zusammenziehung und zeigen außerdem ohne jede Einwirkung eines absichtlich zugeführten äußeren Reizes spontane rhythmische Kontraktionen. Nach Schultz würde es gelingen, diese Kontraktionen durch Atropin aufzuheben; indes sind sie von anderen Autoren auch nach Atropinvergiftung beobachtet worden. Dafür, daß sie zum Teil wenigstens myogen sind, scheint die Tatsache zu sprechen, daß sie noch 24 Stunden nach dem Ausschneiden des Retractor penis oder

des Froschmagens, zu einer Zeit also, wo die Ganglienzellen wohl nicht mehr tätig sind, beobachtet werden können. Beim ruhenden Präparat können sie durch einen einmaligen mechanischen Reiz ausgelöst werden, wie sie auch bei der Durchleitung eines konstanten Stromes erscheinen.

Bei dem stark belasteten Schließmuskel der Muscheln ist der Tonus dem Ruhestand gegenüber mit keiner Vermehrung des respiratorischen Stoffwechsels verbunden, und der Stoffwechsel ist hier an und für sich wenigstens 50000mal geringer als beim quergestreiften Muskel unter entsprechenden Umständen (Parnas).

Was für diesen Muskel gilt, darf indessen nicht als allgemeine Regel gelten, denn bei anderen Tieren, z. B. beim Blutegel, erfordert die Dauerkontraktion, ganz wie bei den Skelettmuskeln, einen Aufwand von Energie, die mit der Größe der Belastung anwächst.

Über die bei den glatten Muskeln auftretenden Aktionsströme gehen aus den von R. F. Fuchs, W. F. Ewald und v. Brücke ausgeführten Untersuchungen unter anderem hervor, daß die tonische Erregung beim Sipunculus nudus und Schließmuskel der Muscheln nicht von oszillatorischen Aktionsströmen, sondern nur von einer einzelnen, lange ausgezogenen elektrischen Schwankung begleitet wird und also keine summierte Zuckung darstellt; daß beim Retractor penis des Hundes Erregungswellen in mehr oder weniger regelmäßiger Weise, oft in einem Rhythmus von 3 bis 9 in der Minute und mit einer Geschwindigkeit von 0.9 bis 7 mm pro Sekunde über den Muskel laufen; daß auch beim Ureter in situ sowie bei dem aus glatten Muskeln gebauten distalen Teil des Oesophagus Aktionsströme erscheinen.

Um erregt werden zu können, brauchen die glatten Muskeln im allgemeinen eine stärkere Reizung als die quergestreiften. Beim konstanten Strom macht sich der Einfluß seiner Dauer in hohem Grade merkbar, und je länger diese ist, um so größer ist die erregende Wirkung des Stromes.

Gegen einzelne Induktionsströme ist der glatte Muskel sehr wenig empfindlich, und eine Kondensatorenladung löst erst bei einer Stärke von etwa 2000 Ergen eine minimale Kontraktion des Muskelrings aus, während bei den Skelettmuskeln die minimale Reizstärke nur etwa 0.4 Erg beträgt. Im Zusammenhang damit steht die sehr merkwürdige Tatsache, daß die mechanische Leistung des glatten Muskels bei dem genannten Reize nur etwa $^1/_{20}$—$^1/_{40}$ der Reizstärke beträgt, während bei den Skelettmuskeln die Größe der Arbeit die des Reizes mannigfach übertrifft.

Zu bemerken ist noch, daß an und für sich unwirksame Reize, wenn sie wiederholt den glatten Muskel treffen, ihn erregen können.

Der Verlauf einer durch einen Einzelreiz hervorgerufenen Kontraktion unterscheidet sich von den Kontraktionen der Skelettmuskeln sehr wesentlich. Die Latenzdauer ist sehr groß: bei der glatten Muskulatur des Froschmagens 1—10 Sekunden, beim Retractor penis 0.8 Sekunde, bei der Harnblase der Katze 0.25 Sekunde und bei den glatten Muskeln der Nickhaut (bei Reizung vom Nerven aus) 0.3—0.5 Sekunde. Bei künstlicher Reizung der Gefäßnerven ergibt sich aus der Blutdruckkurve etwa dieselbe Zahl, 0.3—0.5 Sekunde, für die Latenzdauer der Gefäßmuskeln. — Die Dauer der Kontraktion ist von der Reizstärke abhängig und variiert bei verschiedenen glatten Muskeln in hohem Grade. Bei der Membrana nictitans des Kaninchens kann die Kontraktion in 5 Sekunden abgelaufen sein; die Zusammenziehung des Retractor penis dauert 20—90 Sekunden, die des Detrusor vesicae der Katze etwa 45 Sekunden. Beim Froschmagen wird die Dauer der Kontraktion zu 75—100 Sekunden angegeben. Übrigens ist es nicht immer möglich, das Ende der Kontraktion bestimmt anzugeben, indem der letzte Teil des Absinkens oft nur sehr langsam und allmählich erfolgt. Indessen können unter Umständen glatte Muskeln sehr schnelle Kontraktionen ausführen, wie z. B. der Regenwurm zuweilen wie ein Froschmuskel zuckt.

Durch nacheinander folgende Reize, deren Rhythmus angesichts des trägen Kontraktionsverlaufes der glatten Muskeln indes nur ganz langsam zu sein braucht (eine Reizung in 1—7 Sekunden), werden Summationserscheinungen zustande gebracht, welche indes mit den entsprechenden Vorgängen bei den Skelettmuskeln nicht identifiziert werden dürfen, denn hier liegt nicht eine gleichzeitige, immer stärker werdende Zusammenziehung aller Muskelelemente vor, sondern es scheint sich vielmehr darum zu handeln, daß sich die verschiedenen Zellen in wechselnder Folge wieder und wieder von neuem kontrahieren (Zilwa, Schultz, Lingle).

Über Hemmungserscheinungen beim tonisch kontrahierten glatten Muskel liegen zahlreiche Erfahrungen vor. Durch Reizung seines Nerven erschlafft der ganglienfreie Schließmuskel der Anodonta (Pawlow); durch schnell wiederholte Unterbrechungen eines konstanten Stromes wird die tonische Kontraktion des Oesophagus (Aplysia) gehemmt (Bottazzi); der Tonus des Retractor penis kann durch den konstanten Strom aufgehoben werden (Sertoli), und auch beim Froschmagen hat man durch elektrische Reizung entsprechende Erscheinungen bekommen. Übrigens wissen wir ja, wie die glatte Muskulatur der Gefäß- und der Darmwand usw. dem Einfluß hemmender Nerven unterliegt.

Zweiter Abschnitt.

Die gegenseitigen Beziehungen zwischen den Muskeln und den übrigen Organen des Körpers.

Bei seinen Leistungen ist der Muskel von den übrigen Organen des Körpers in vielen Beziehungen abhängig und übt seinerseits auf die Verrichtungen der meisten Organe einen sehr wichtigen Einfluß aus.

Wenn der nervöse Zusammenhang des Muskels mit dem zentralen Nervensystem aufgehoben wird, so degeneriert der Muskel, und innerhalb einer verhältnismäßig kurzen Zeit wird er in eine bindegewebige Masse verwandelt. Dasselbe trifft auch ein, wenn die motorischen Nervenzellen in den vorderen Hörnern des Rückenmarkes durch irgendwelchen krankhaften Prozeß zugrunde gehen.

Die Ursache der Degeneration des Muskels in dem betreffenden Falle liegt nicht darin, daß der Muskel wegen der Durchtrennung des Nerven inaktiv wird. Die Inaktivität, wie sie z. B. infolge eines Gehirnleidens erscheint, ruft allerdings eine Reduktion der Muskelsubstanz, eine Atrophie hervor, der Muskel degeneriert aber nicht, sondern behält seine charakteristischen Eigenschaften.

Auf der anderen Seite nimmt der Muskel durch Arbeit an Umfang zu, und es gibt überhaupt kein anderes Mittel als Arbeit, um den Muskel zu kräftigen.

Vom zentralen Nervensystem gehen also Impulse zum Muskel, welche für seinen Unterhalt und für seine normale Beschaffenheit von durchgreifender Bedeutung sind. Näheres hierüber siehe Kapitel XXII.

Der ruhende Muskel hat eine verhältnismäßig geringe Blutzufuhr. Während der Arbeit nimmt die nach dem Muskel strömende Blutmenge erheblich zu, was durch eine unter der Einwirkung von vasodilatatorischen Nerven stattfindende aktive Erweiterung der Muskelgefäße zustande kommt (vgl. I, S. 341).

Einen Ausdruck dafür haben wir auch darin, daß die Blutfülle einer Extremität schon nach einer kurzdauernden Arbeit in hohem Grade zunimmt, um nach Schluß der Arbeit ziemlich schnell wieder abzusinken. Es dauert indessen etwa $^1/_2$ Stunde, bis das Volumen der Extremität nach einer 8 minutlichen, strengen Arbeit seinen früheren Stand wieder erreicht (RANCKEN).

Außerdem finden wir bei der Muskelarbeit eine Beschleunigung der Herzschläge (vgl. I, S. 281), sowie nicht selten eine Zunahme des arteriellen Blutdruckes. Letztere ist wohl wesentlich dadurch bedingt, daß gleichzeitig mit der Gefäßerweiterung im arbeitenden Muskel sich andere Gefäßgebiete und vor allem das vom Splanchnicus innervierte kontrahieren und dadurch die Erweiterung der Muskelgefäße überkompensieren. Wenn die Verengerung der gesamten Strombahn nicht zu groß ist, trägt auch die Zunahme der vom Herzen in der Zeiteinheit herausgetriebenen Blutmenge zur Drucksteigerung bei. An der Hand der bis jetzt vorliegenden Beobachtungen ist eine nähere Analyse der hierbei wirkenden Mechanismen nicht möglich.

Die Zunahme des Blutdruckes und der Herzfrequenz usw., welche die Muskelarbeit begleitet, hat natürlich für das Herz selbst eine große Bedeutung, indem hierdurch das Herz zu größerer Anstrengung angeregt wird. Dies kann, wenn die Ansprüche an das Herz gewisse, individuell sehr verschiedene Grenzen nicht überschreiten, nur günstig auf dasselbe einwirken und steigert seine Leistungsfähigkeit. Bei einer zu strengen Arbeit fällt aber das Herz der Überanstrengung anheim, und schwere Störungen in seiner Tätigkeit treten ein (vgl. I, 296).

Die Gefäßerweiterung im arbeitenden Muskel bezweckt ohne jeden Zweifel, durch eine reichlichere Durchblutung demselben die bei der Arbeit in gesteigertem Maße notwendige Menge von Sauerstoff und Verbrennungsmaterial zuzuführen, und die arbeitenden Muskeln verbrauchen in der Tat große Sauerstoffmengen und produzieren große Mengen Kohlensäure. Um dem Blute die nötige Menge von Sauerstoff zuzuführen, sowie um es von dem großen Überschuß an Kohlensäure zu befreien, ist natürlich eine verstärkte Atmung notwendig, und eine solche begleitet auch jede Muskelarbeit (vgl. I, S. 469).

Die Muskelarbeit bedingt selbstverständlich eine vermehrte Zufuhr von Nahrung, um den jetzt an den Körper gestellten Anforderungen zu genügen.

Auch zeigt eine uralte Erfahrung, daß die Eßlust durch körperliche Arbeit in einem sehr hohen Grade gesteigert wird.

Die Ausnützung der Nahrung im Darme ist, wie Versuche am Hunde von Rosenberg und am Menschen von Wait ergeben haben, ganz unabhängig davon, ob das Individuum sich während der Verdauung in Ruhe befindet oder eine ziemlich energische Arbeit leistet. — Über den Einfluß der Muskelarbeit auf die Verdauung im Magen, vgl. I, S. 423.

Bei allen willkürlichen Muskelbewegungen findet auch in dem zentralen Nervensystem eine Arbeit statt. Wenn wir uns eine bestimmte Muskelbewegung, welcher Art sie auch sein mag, lernen, ist das Gehirn stets tätig. Das neugeborene Kind kann allerdings alle seine Muskeln bewegen, vermag aber nicht die Tätigkeit derselben zu planmäßigen Akten zu koordinieren. Dies geschieht nur dadurch, daß im zentralen Nervensystem allmählich Verbindungen zwischen verschiedenen Nervenbahnen gebildet werden, so daß die Muskeln, deren Zusammenwirken für einen bestimmten Zweck notwendig ist, wirklich gemeinsam arbeiten. Wir wissen, daß zahlreiche Muskeln notwendig sind, um den Körper in aufrechter Stellung zu erhalten (vgl. Abschn. III). Das hierbei stattfindende Zusammenwirken der verschiedenen Muskeln wird erst durch eine langedauernde Übung ausgebildet, und ebenso verhält es sich mit allen anderen Arten von Muskelbewegungen, die wir ausführen.

Ohne ein eingehendes Studium haben wir keine Kenntnis von der Lage und der Anordnung unserer Muskeln. Wir können also nicht bestimmen, daß der eine oder der andere Muskel in Tätigkeit treten soll, sondern können uns nur entschließen, eine gewisse Bewegung auszuführen. Wenn wir z. B. den Arm biegen, geschieht dies hauptsächlich dadurch, daß sich der M. biceps zusammenzieht; die bewußte Willenstätigkeit, die wir hierbei ausführen, ist aber kein direkter Impuls zu dem betreffenden Muskel, sondern ein Befehl, den Arm zu biegen. Kurz, wir führen unsere Körperbewegungen mit Hinsicht auf das Resultat aus, ohne uns darum zu bekümmern, wie dieses Resultat erzielt wird.

Bei dem Einüben einer bestimmten Körperbewegung suchen wir also in unserem zentralen Nervensystem eine solche Kombination verschiedener Muskeln zuwege zu bringen, daß die von uns beabsichtigte Wirkung eintritt. Je komplizierter die betreffende Bewegung ist, um so schwieriger ist es natürlich, diese Kombination herauszufinden. Nachdem dies aber endlich gelungen ist, wird die Bewegung mit der größten Leichtigkeit, fast maschinenmäßig ausgeführt.

Hierbei tritt auch eine andere Erscheinung zutage. Wenn wir zum erstenmal eine bestimmte Bewegung einüben, so lassen wir zahlreiche Muskeln mitwirken, ohne daß diese dabei irgendwelche Bedeutung haben, sondern vielmehr schaden, indem der Körper wegen der überflüssigen Muskelanstrengung ganz nutzlos ermüdet. Je weiter die Übung fortschreitet, um so mehr lernen wir, solche unnötigen Bewegungen vermeiden; zu gleicher Zeit wird auch die Atmung und die Zirkulation immer genauer nach dem wirklichen Bedarf abgepaßt: das Herzklopfen und die angestrengte Atmung, welche bei dem Ungeübten schon nach einer verhältnismäßig geringen Körperarbeit auftreten, sind bei den an Muskelbewegungen Gewohnten nicht mehr zu finden. Im Zusammen-

hang damit steht auch die Erfahrung, daß die der Arbeitseinheit entsprechende Zunahme der Verbrennung durch die Übung bis zu einer gewissen unteren Grenze immer mehr abnimmt.

Vollständig lassen sich indes die betreffenden unnütz begleitenden Muskelkontraktionen nicht ausschließen. Wenn wir eine schwere Last mit den Armen heben müssen, machen wir eine tiefe Einatmung und schließen dann die Stimmritze, um in dem von Luft gefüllten Brustkasten eine feste Stütze für die Armmuskeln zu haben. Es trifft hierbei aber nicht selten ein, daß wir zu gleicher Zeit auch die Zahnreihen stark aneinander drücken, obgleich dies mit der beabsichtigten Körperbewegung nicht das geringste zu tun hat. Hierher gehören auch eine Menge von Gebärden, welche Redner ausführen, ohne daß diese in irgendeiner Weise zur Verdeutlichung der Rede dienen können.

Man hat früher angenommen, daß bei der Kontraktion eines bestimmten Muskels auch der Antagonist gleichzeitig, obgleich in geringerem Maße tätig wäre; durch diese Beteiligung der Antagonisten würden die willkürlichen Bewegungen die Gleichmäßigkeit und feine Abstufung erreichen, welche sie von den durch künstliche Reizung hervorgerufenen so wesentlich unterscheiden. Andererseits ist auch, besonders in neuerer Zeit, die Ansicht vertreten worden, daß gleichzeitig mit der Kontraktion einer Muskelgruppe ihre Antagonisten erschlaffen, und in der Tat liegen zahlreiche Beobachtungen hierüber vor, welche im Zusammenhang mit der Lehre von den Reflexen näher besprochen werden sollen (Kap. XXII). Indes dürfte, wie R. du Bois-Reymond bemerkt, von einer zentralen Verknüpfung der Innervationsvorgänge in dem Sinne, daß mit der Erregung bestimmter Muskeln unbedingt die Erschlaffung anderer Muskeln erfolgt, als von einer allgemeinen Erscheinung keine Rede sein können. Dies schließt nicht aus, daß für eine gegebene Bewegung die Erschlaffung gewisser Muskeln erforderlich sein kann. Selbst in diesem Falle wird aber die Erschlaffung nicht als eine gesetzmäßige Erscheinung angesehen werden dürfen, da sie offenbar nach Maßgabe äußerer und innerer Widerstände und je nach der Art der beabsichtigten Bewegung in beliebig veränderlichem Maße auftreten wird, kurz die Innervation der gesamten Muskulatur paßt sich in jedem Augenblicke zwar völlig regellos, aber mit um so vollkommener Zweckmäßigkeit dem bestehenden Bedürfnis an.

Dritter Abschnitt.

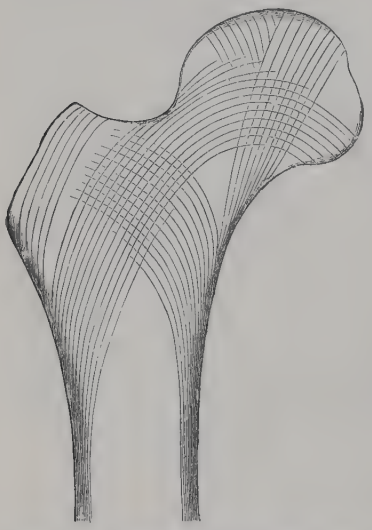
Einige besondere Muskelwirkungen.

Unter den von den Skelettmuskeln bewirkten Bewegungen haben wir schon in einem anderen Zusammenhange die Kau- und Atembewegungen studiert (vgl. I, S. 401 und 442). Die Augenbewegungen werden wir in Kap. XXI, die bei der Erzeugung der Stimme und der Sprachlaute stattfindenden Bewegungen der Kehlkopfs- und Mundmuskulatur in Kap. XX und die durch die Gesichtsmuskeln hervorgerufenen mimischen Bewegungen in Kap. XXV untersuchen. Hier wollen wir unter den koordinierten Muskelbewegungen nur die Ortsbewegungen des Körpers betrachten.

§ 1. Die allgemeinen Eigenschaften der Knochen.

Bei den Ortsbewegungen dienen die Skelettknochen als Hebel, an welchen sowohl die Kraft, welche durch die Muskelwirkung repräsentiert wird, als auch die Last, d. h. die Schwere des zu bewegenden Körperteils und die von demselben etwa zu tragende Belastung, ihre Angriffspunkte haben.

Die Knochen besitzen einen sehr hohen Grad von Festigkeit, und bei denselben finden wir, wie zuerst von G. H. Meyer (1867) bemerkt wurde, die Anforderungen der theoretischen Mechanik an möglichst große Festigkeit bei möglichst geringer Masse in einer sehr schönen Weise realisiert.



Figur 34. Durchschnitt vom oberen Ende des Oberschenkelbeines, nach Meyer.

Wenn auf einen starren Körper mehrere Kräfte wirken, die sich mittels seiner Starrheit das Gleichgewicht halten, so entstehen in dem Körper längs gewisser Kurvensysteme Spannungen und Pressungen, welche ungleich verteilt sind. Bei einem starren Körper entwickeln sich die stärksten Spannungen und Pressungen in der Nähe der äußeren Oberfläche, wie daraus hervorgeht, daß eine Röhre beinahe ebensoviel tragen kann als ein solider Stab von gleichen Dimensionen aus demselben Material. Dem entspricht der Bau der langgestreckten Knochen im ganzen Skelett. In den angeschwollenen Gelenkenden aber ist das ganze Innere von Knochenlamellen durchzogen, während die äußere Schicht dichter Knochensubstanz hier sehr dünn ist. Es zeigt aber die mechanische Erörterung wirklich, daß an den Enden eines langen Stabes die Kurven starker Spannung und Pressung nicht bloß in der Nähe der Oberfläche verlaufen, und Meyer hat nachgewiesen, daß die Knochenlamellen mit ihrer Längsrichtung in den Richtungen des stärksten Zuges oder Druckes liegen und somit in günstiger Weise ihre Widerstandsfähigkeit zur Geltung bringen können. Als Beispiel dafür diene Figur 34, welche die Kurven der Spongiosa in dem oberen Gelenkende des menschlichen Oberschenkelbeines darstellt. Vom mechanischen Gesichtspunkte aus wird die kompakte Knochensubstanz von Meyer als eine durch lokale Konzentration der Widerstandskurven bedingte Modifikation der Spongiosa betrachtet.

Im allgemeinen liegt der Angriffspunkt des Muskels am Knochen dem Unterstützungspunkt (d. h. dem Gelenke) näher als der Angriffspunkt der Belastung. Einer Kontraktion geringen Umfanges entspricht also in der Regel eine viel ausgiebigere Bewegung der Belastung. Außerdem wird der Hebelarm, mit welchem der Muskel den Knochen angreift, in der Regel um so größer, je weiter die Muskelkontraktion fortschreitet. Hierdurch wird die während der Kontraktion stattfindende Abnahme der Muskelkraft (vgl. II, S. 37) zu einem größeren oder geringeren Grade kompensiert.

§ 2. Die Aufgaben der speziellen Muskelmechanik.

Es ist nicht meine Absicht, den Mechanismus der Gelenke oder die Wirkungen der einzelnen Muskeln hier zu erörtern. Obgleich diese und andere im Zusammenhang damit stehende Fragen die Leistungen des Körpers betreffen und also eigentlich in die Physiologie gehören, werden sie doch zweckmäßiger im Zusammenhang mit der Darstellung vom Bau des Körpers, d. h. in der Anatomie studiert, denn eine Besprechung der Wirkungen der einzelnen Muskeln kann nicht ohne eine gleichzeitige Darstellung ihrer Anatomie genießbar sein, und dies würde hier gar zu viel Raum beanspruchen.

Übrigens ist die spezielle Physiologie der Muskeln, die eigentliche Muskelmechanik nur wenig ausgebaut.

O. Fischer hat vor einigen Jahren die Frage erörtert, auf welcher Grundlage eine erfolgreiche Behandlung der Probleme der Muskelmechanik geschehen kann, und welchen Zielen diese Wissenschaft nachzustreben hat. Aus dieser Erörterung sei folgendes hier hervorgehoben.

Für die Wirkung der Muskeln kommt zunächst die Größe der Masse eines jeden Körperteils und die Lage seines Schwerpunktes in Betracht.

Die Kenntnis dieser beiden Größen genügt indes in den meisten Fällen noch nicht, denn es ist für die durch die Muskeln erzeugte Drehbewegung der Glieder keineswegs gleichgültig, wie innerhalb eines Körperteiles die Masse verteilt ist, und wir müssen also auch die Trägheitsmomente des Körperteiles kennen. Ein starrer Körper ist nämlich für die Mechanik vollständig bekannt, wenn man die Größe seiner Masse, die Lage seines Schwerpunktes und die Größe des Trägheitsmomentes für alle Achsen durch den Schwerpunkt bestimmt hat. Als Trägheitsmoment eines Körpers in bezug auf eine bestimmte Rotationsachse wird der Widerstand bezeichnet, welchen der Körper den Bestrebungen von Kräften entgegensetzt, ihn um diese Rotationsachse herumzudrehen.

Das Trägheitsmoment wird, seiner Größe nach, durch diejenige Entfernung angegeben, in welcher die wirkliche Gesamtmasse des Körpers angebracht werden müßte, damit sie denselben Widerstand gegen Rotationsbestrebungen ausübt wie die Massenteilchen zusammen bei ihren Entfernungen von der Achse. Die Entfernung heißt der Trägheitsradius in bezug auf die Rotationsachse. Bezeichnet man den Trägheitsradius mit $\varkappa$ und die Gesamtmasse mit M, so ist das Trägheitsmoment: $T = M\varkappa^2$.

Braune und Fischer haben die Trägheitsmomente von allen größeren Abschnitten des menschlichen Körpers ermittelt, und zwar für je eine Achse senkrecht zur Längsachse des Gliedes und für die Längsachse selbst. Es ergab sich, daß bei allen Gliedern des menschlichen Körpers das Verhältnis zwischen dem Trägheitsradius in bezug auf irgendeine zur Längsachse senkrechte und durch den Schwerpunkt gehende Achse einerseits und der Länge des Gliedes andererseits dasselbe ist, und zwar nahezu den konstanten Wert 0.30 besitzt, sowie daß das Verhältnis zwischen dem Trägheitsradius in bezug auf die Längsachse und der mittleren Dicke des Gliedes dasselbe ist und annähernd den konstanten Wert 0.35 hat. — Durch diese beiden Sätze ist man in den Stand gesetzt, auch an Lebenden die Größe des Trägheitsmomentes zu bestimmen. Bezeichnet μ das annähernd konstante Verhältnis der Masse eines Körperteils zur Gesamtmasse M, l die Länge und d die mittlere Dicke dieses Körperteils, so hat das Trägheitsmoment T_0' desselben in bezug auf irgendeine Schwerpunktsachse senkrecht zur Längsachse des Körperteils den Wert $T_0' = 0.30^2\ \mu\ Ml^2$ und das Trägheitsmoment T_0'' in bezug auf die Längsachse selbst $T_0'' = 0.35^2\ \mu\ Md^2$, wobei die Gesamtmasse M des menschlichen Körpers und die Größen l und d sich am Lebenden direkt messen lassen. Ist e die Entfernung einer Achse A

vom Schwerpunkt, so ist das Trägheitsmoment T für diese Achse $T = T_0 + me^2$, wo m die Masse des Körperteils bedeutet und T_0 den soeben erwähnten Wert hat.

Der Zergliederung des menschlichen Körpers hat sich unmittelbar die Untersuchung der Gelenkverbindungen der betreffenden Abschnitte anzuschließen. Hierbei kommt es außer der Lage der Gelenke in erster Linie auf die Bewegungen an, welche den beiden durch ein Gelenk verbundenen Gliedern relativ zueinander am lebenden Körper gestattet sind. In dieser Hinsicht hat sich eine Erscheinung von der allergrößten Bedeutung für die Muskelmechanik herausgestellt: in vielen Fällen wird im Leben von der vollen Freiheit der Bewegung, welche die besondere Art des Gelenkes gestatten würde, gar kein Gebrauch gemacht. Ein sehr instruktives Beispiel davon liefern uns die Bewegungen des Auges: obgleich das Auge sehr frei beweglich ist und durch seine Muskeln alle möglichen Bewegungen hervorgerufen werden könnten, sind die tatsächlich ausführbaren Augenbewegungen ziemlich beschränkt — es ist uns z. B. nicht möglich, willkürlich das Auge um seine Achse herumzudrehen (vgl. Kap. XXI). Diese und andere entsprechende Erscheinungen sind davon bedingt, daß wir nicht die für solche Bewegungen notwendige komplizierte Innervation der Muskeln zustande bringen können, oder vielleicht richtiger, daß wir, da wir keine Veranlassung dazu haben, diese Innervation nicht einüben.

Unter den äußeren Einwirkungen, welche unseren Körper und dessen verschiedene Teile beeinflussen, steht die Schwere obenan; dazu kommen noch die Reibung eines Körperteils an einem Körper der Außenwelt, die Reaktion des Bodens oder fester Körper der Außenwelt, gegen welche der menschliche Körper drückt, der Luftwiderstand usw. Von diesen ist allein die auf den Körper einwirkende Schwerkraft von vornherein bestimmbar, denn Reibung usw. hängen erst von der Bewegung selbst ab.

Um die zum Hervorbringen eines Gleichgewichtszustandes zwischen äußeren Kräften und Muskelkräften notwendigen Bedingungen festzustellen, muß zunächst eine eingehende Kenntnis von der statischen Wirkungsweise der einzelnen Muskeln erhalten werden. Ein beliebiger Muskel vermag keineswegs bei allen möglichen Stellungen der seinem Wirkungsbereich angehörenden Körperteile anderen Kräften das Gleichgewicht zu halten. Es sind daher für jeden Muskel, welcher auf ein bestimmtes System von Körperteilen einwirkt, die für ihn charakteristischen Gleichgewichtshaltungen festzustellen, bevor man nach der hierzu notwendigen Spannung des Muskels fragen kann. Hat man diese Stellungen für alle Muskeln bestimmt, so zeigt es sich, daß für die Mehrzahl der möglichen Haltungen des Körpersystems gar kein Muskel existiert, welcher allein imstande wäre, der Schwere das Gleichgewicht zu halten, und daß infolgedessen sich mehrere Muskeln gleichzeitig mit ganz bestimmten Spannungen kontrahieren müssen, um diese Aufgabe zu lösen. So kann z. B. die Haltung des Armes, bei welcher der Oberarm vertikal nach unten hängt und der Unterarm im Ellbogengelenk rechtwinklig gebeugt ist, nur dadurch hergestellt werden, daß sich der Biceps mit Beugern, die nicht über das Schultergelenk hinwegziehen, zu gemeinsamer Tätigkeit vereinigt.

Die Untersuchungen über die Bewegungen des Körpers sind natürlich noch viel verwickelter als die über die Bedingungen des Gleichgewichts. Kommen ja hier zunächst die Geschwindigkeiten und Beschleunigungen der einzelnen Körperteile als neue Größen hinzu. Ferner spielt hier die Verteilung der Masse innerhalb eines Körperteils, soweit sie in den Größen der Trägheitsmomente ihren Ausdruck findet, eine Rolle, während für die Muskelstatik nur die Größe der Masse des Körperteils, die Lage und Art der Gelenke, sowie die Lage des Schwerpunktes innerhalb desselben in Betracht kam.

Um die Beziehungen festzustellen, welche zwischen den Geschwindigkeiten und Beschleunigungen der Körperteile einerseits und den angreifenden äußeren Kräften,

den Muskelspannungen, den Größen der Massen und Trägheitsmomente wie den Gelenk- und Schwerpunktlagen andererseits bestehen, muß die Muskelmechanik die Differentialgleichungen der Bewegung des menschlichen Körpers entwickeln. Hierbei werden die Bewegungen des menschlichen Körpers als bekannt vorausgesetzt und die Spannungen der Muskeln bestimmt, welche diese Bewegungen im Verein mit äußeren Kräften erzeugen. Es gilt also in erster Linie, die Bewegungen des lebenden Körpers so genau zu messen, daß die Geschwindigkeiten und Beschleunigungen der einzelnen Körperteile für jede Phase der Bewegung bekannt sind. Dagegen wird es wohl niemals gelingen, die bei irgendeiner Bewegung vorhandenen Spannungen der einzelnen Muskeln direkt zu bestimmen. Dies ist nur auf indirektem Wege unter Zuhilfenahme der Bewegungsgleichungen möglich.

Um dieses Endziel aller Forschung auf muskeldynamischem Gebiete zu erreichen, ist erst eine große Anzahl von mechanischen Problemen einfacherer Art zu lösen. Die Bewegungsgleichungen vermitteln in vielen Fällen unmittelbar nur die Kenntnis des resultierenden Drehungsmomentes, mit dem mehrere Muskeln auf die Körperteile im gegebenen Falle eingewirkt haben. Es muß daher noch Gegenstand einer besonderen Untersuchung werden, die Spannungen zu bestimmen, welche diese Muskeln besitzen müssen, um das resultierende Drehungsmoment zu erzeugen. Diese Aufgabe wird nur dann Aussicht auf eine bestimmte, einwandfreie Lösung haben, wenn vorher die spezielle bewegende Wirkung der einzelnen Muskeln bei vollständig freier Beweglichkeit aller in Frage kommenden Gelenke festgestellt worden ist.

§ 3. Allgemeines über die mechanischen Wirkungen der Skelettmuskeln.

Ein sich kontrahierender Muskel zieht nicht nur am Ansatz nach dem Ursprung hin, sondern er sucht auch umgekehrt den Ursprung dem Ansatz zu nähern und wirkt also mit zwei genau gleichen, aber entgegengesetzt gerichteten Kräften auf die beiden Insertionsstellen.

Diese doppelte Kraftwirkung würde nur in dem speziellen Falle nicht zu berücksichtigen sein, wenn der Ursprung durch besondere Kräfte fixiert ist; denn dann wird die am Ursprung des Muskels angreifende Kraft durch Widerstände an den Befestigungsstellen im Gleichgewicht gehalten.

Im allgemeinen wird aber wegen des soeben erwähnten Umstandes ein Muskel auch auf Gelenke einen Einfluß ausüben, über welche er gar nicht hinwegzieht.

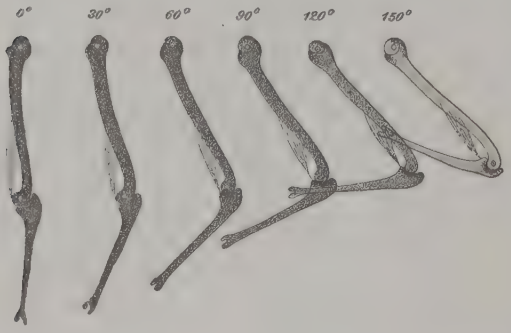
Um diesen Satz zu beweisen, hat Fischer teils Versuche an einem künstlichen, den bei der oberen Extremität stattfindenden Verhältnissen genau nachgeahmten Modell, teils Versuche am lebenden Menschen gemacht, und dabei, sowie durch mathematische Kalküle gefunden, daß bei feststehendem Schultergürtel ein eingelenkiger Beugemuskel, wie z. B. der Brachialis internus nicht allein auf das Ellbogengelenk wirkt, über welches er hinwegzieht, sondern auch in beträchtlicher Weise auf das Schultergelenk, über welches er nicht hinwegzieht, und zwar erscheint eine starke Rückwärtsdrehung in diesem Gelenk. Ein eingelenkiger Streckmuskel des Ellbogengelenkes wirkt dementsprechend nicht allein auf das Ellbogengelenk ein, über welches er hinwegzieht, sondern dreht auch in beträchtlichem Grade den Oberarm im Schultergelenk, über welches er nicht hinwegzieht, nach vorn.

Das Verhältnis zwischen den Gesamtdrehungen im Schultergelenk und im Ellbogengelenk, welche infolge der Kontraktion eines eingelenkigen Beugers oder Streckers des Ellbogengelenkes stattfinden, wird geändert, wenn man die Masse eines der beiden

Armabschnitte vergrößert. Belastet man insbesondere die Hand, so wird die Gelenkbewegung im Schultergelenk verhältnismäßig vergrößert und zwar um so mehr, je größer die zugefügte Masse ist.

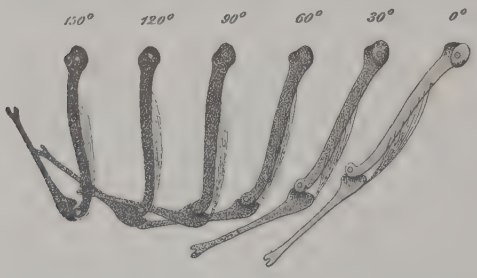
Endlich tritt bei einer Anfangsstellung, welche der extremen Beugestellung sehr nahe kommt, unter alleiniger Wirkung eines eingelenkigen Beugemuskels fast ausschließlich Beugung im Ellbogengelenk, aber so gut wie gar keine Bewegung im Schultergelenk ein.

Die Figuren 35 und 36 sollen diese Tatsachen erläutern. Figur 35 zeigt, wie sich bei um 30° zunehmendem Beugungswinkel im Ellbogengelenk der Oberarm im Schultergelenk dreht. Figur 36 zeigt dasselbe in bezug auf die Streckbewegung des Armes.



Figur 35. Beugebewegung des Armes ohne Handbelastung infolge alleiniger Wirkung eines eingelenkigen Beugemuskels des Ellbogengelenkes, nach O. Fischer.

Diese Tatsachen gelten natürlich nicht allein für die hier besprochenen Muskeln, sondern sind allgemein gültig. So bringen die Muskeln, welche über das Handgelenk hinwegziehen und am Unterarm entspringen, bei ihrer Kontraktion auch Bewegung im Ellbogengelenk hervor; die an der Handwurzel und an den Mittelhandknochen entspringenden Muskeln bewegen auch das Handgelenk, über welches sie gar nicht hinwegziehen; die vom Oberschenkel in distaler Richtung ausgehenden Muskeln wirken auf das Hüftgelenk; sowohl die vom Unterschenkel nach dem Fuß ziehenden, als auch die zwischen Becken und Oberschenkel sich erstreckenden Muskeln bewegen das Kniegelenk usw. Es zeigt sich ganz allgemein, daß ein eingelenkiger Muskel in einem Nachbargelenk in der Regel die entgegengesetze Drehung hervorruft als in dem Gelenk, welches zwischen seinen Insertionspunkten liegt.



Figur 36. Streckbewegung des Armes ohne Handbelastung infolge alleiniger Wirkung eines eingelenkigen Streckmuskels des Ellbogengelenkes, nach O. Fischer.

Der größte Teil aller Muskeln zieht indes über mehrere Gelenke hinweg. Für diese mehrgelenkigen Muskeln gelten die hier besprochenen Resultate nicht ohne weiteres, obgleich bei diesen manche bei den eingelenkigen Muskeln vorgefundene Erscheinungen sich in gewissem Grade einstellen. So müssen die über Ellbogengelenk und Radio-Ulnargelenk hinwegziehenden MM. brachioradialis und pronator teres in ganz ähnlicher Weise auf das Schultergelenk einwirken wie der Brachialis.

Näheres hierüber hat in bezug auf die über den Ellbogen und das Schultergelenk hinwegziehenden Muskeln Fischer mitgeteilt. Es ergibt sich auch für diese, daß zu jeder bestimmten Ausgangshaltung des Armes ein ganz bestimmtes Verhältnis der Drehungen im Schulter- und Ellbogengelenk gehört, wenn die Kontraktion des Muskels mit ganz beliebiger Spannung aus der Ruhe erfolgt. Die Größe dieses Drehungsverhältnisses ist aber nicht hier, wie dies bei den eingelenkigen Muskeln der Fall ist, von der Ansatzweise und dem Verlauf der Fasern des Muskels unabhängig, denn hier kommt bei gleicher Armhaltung einem jeden Muskel ein anderes Drehungsverhältnis zu.

Die Wirkungsweise eines zweigelenkigen Muskels wird vor allem durch die drehenden Einwirkungen bestimmt, welche ein jeder der beiden Hauptabschnitte des Armes auf den anderen ausübt, sobald das System durch irgendwelche Kräfte in Bewegung gesetzt wird.

So bewirkt der lange Kopf des Biceps brachii, solange nur das Ellbogengelenk nicht arretiert ist, in den meisten Stellungen des Armes eine Rückwärtsdrehung und nicht, wie man es sich ganz allgemein vorstellt, eine Vorwärtsdrehung des Schultergelenkes. Nur wenn dieser Muskel sich bei weit über die rechtwinklige Beugestellung des Ellbogengelenks hinaus gebeugtem Arme kontrahiert, wird er gleichzeitig das Ellbogengelenk und das Schultergelenk beugen.

Betreffend die zweigelenkigen Muskeln der unteren Extremität zeigt Fischer unter anderem, daß der M. rectus femoris nicht allein das Kniegelenk, sondern in den am häufigsten im Leben vorkommenden Stellungen auch das Hüftgelenk streckt, trotzdem er auf der Beugeseite über das letztere hinwegzieht. In entsprechender Weise sind der lange Kopf des M. biceps femoris und die MM. semimembranosus, semitendinosus und gracilis in der Hauptsache Beuger des Kniegelenks und gleichzeitig Beuger des Hüftgelenks, trotzdem sie mit Ausnahme des M. gracilis, welcher aber nur in der Nähe der Streckstellung des Hüftgelenks ein abweichendes Verhalten zeigt, sämtlich auf der Streckseite über das Hüftgelenk hinwegziehen — alles natürlich nur unter der Bedingung, daß bei der Kontraktion der Muskeln beide Gelenke frei beweglich sind und keine anderen Kräfte gleichzeitig auf das Bein einwirken.

§ 4. Das aufrechte Stehen.

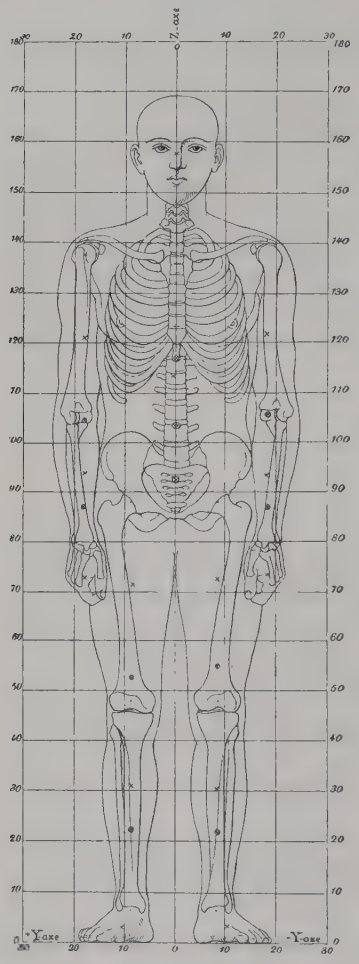
Damit der menschliche Körper nicht umfalle, ist es notwendig, daß die von seinem Gesamtschwerpunkt gezogene Lotlinie innerhalb der von der äußeren Begrenzung seiner Fußsohlen und der an die Fußspitzen und Fersenvorsprünge angelegten Tangenten umschriebenen Unterstützungsfläche falle. Da er nicht eine starre Masse bildet, sondern bewegliche Glieder hat und der Schwerpunkt also je nach der Stellung der verschiedenen Körperteile eine verschiedene Lage haben kann, muß durch besondere Mechanismen, Gelenkverbindungen und Muskelwirkungen, den einzelnen Körperteilen eine solche gegenseitige Lage erteilt werden, daß die Lotlinie vom Schwerpunkt innerhalb der Unterstützungsfläche fällt, denn sonst kippt der Körper um. Wir haben daher zuerst die Lage des Schwerpunktes im Körper zu bestimmen.

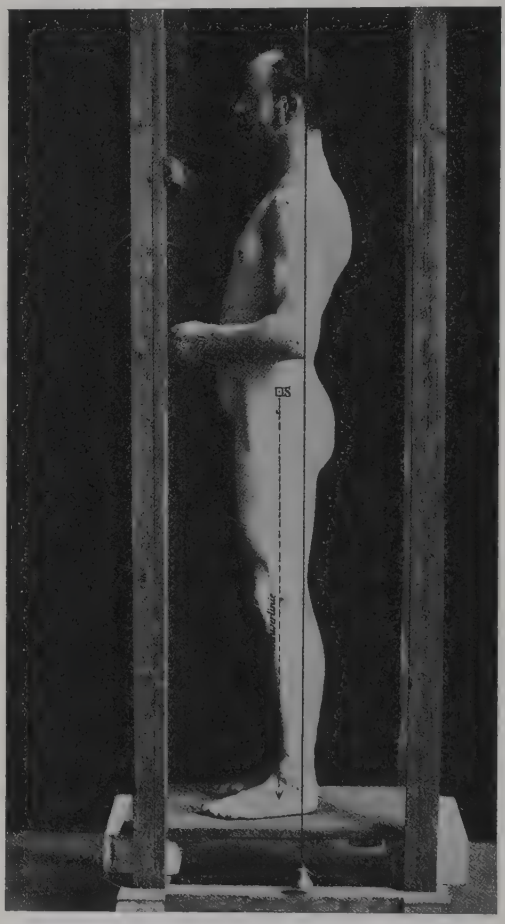
Betreffend die soeben gegebene Definition der Unterstützungsfläche muß bemerkt werden, daß sie in aller Strenge nur dann richtig ist, wenn die Stützpunkte des Fußes mit dessen äußeren und vorderen Begrenzungslinien zusammenfallen. Dies ist indes nicht der Fall, und für die tatsächlich vorhandene Unterstützungsfläche ist daher eine Reduktion zu machen, welche nach R. du Bois-Reymond auf allen Seiten etwa 3 cm beträgt.

a. Der Schwerpunkt des menschlichen Körpers.

Seit Borelli (1679) haben mehrere Autoren die Lage des Gesamtschwerpunktes des Körpers und dessen verschiedene Teile untersucht. Nach

Meyer liegt der Gesamtschwerpunkt des Körpers bei der aufrechten Stellung ziemlich weit hinter den Hüftgelenken, im zweiten Kreuzbeinwirbel oder über demselben im Sakralkanal, während Braune und Fischer den Schwerpunkt beträchtlich mehr nach vorn und über die Verbindungslinie der Hüftgelenkmittelpunkte verlegen.

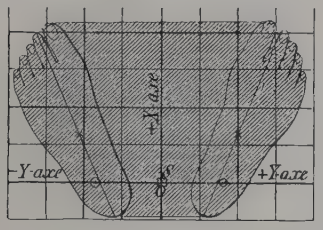




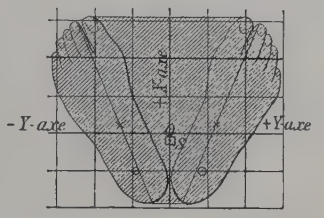
Figur 37. Die Lage der Schwerpunkte des menschlichen Körpers für die Normalstellung, nach Braune und Fischer. ⨯ Schwerpunkt eines Gliedes; ⊗ Schwerpunkt eines Gliedersystemes; ⊠ Schwerpunkt des ganzen Körpers. — Figur 38. Die „bequeme Haltung", Profilansicht, nach Braune und Fischer. · Projektionen der Gelenkmittelpunkte; ⊡ Projektionen der Schwerpunkte von Kopf und Händen; ⊡ S, Projektion des Schwerpunktes des ganzen Körpers.

Die Lage der Schwerpunkte der verschiedenen Körperteile ist nach Braune und Fischer in Figur 37, welche keine weitere Erklärung nötig hat, dargestellt. Es sei nur bemerkt, daß bei allen Extremitätenabschnitten der entsprechende Schwerpunkt über die Mitte derselben zu liegen kommt und die Entfernung der beiden Gelenkmittelpunkte voneinander im Verhältnis

von 4:5 teilt. Bei der hier abgebildeten Stellung, welche von den genannten Autoren als Normalstellung bezeichnet wird, liegt der Schwerpunkt bei allen Extremitätenstücken in der geraden Linie, welche die Mitten der jedesmaligen Nachbargelenke miteinander verbindet. Die Lotlinie vom Schwerpunkt (die Schwerlinie) trifft in diesem Falle die Unterstützungsfläche ziemlich nahe dem hinteren Rande (vgl. Fig. 39).



Figur 39. Die Unterstützungsfläche für die Normalstellung, nach Braune und Fischer. ☒ Schnittpunkt der Schwerlinie mit derselben.



Figur 40. Die Unterstützungsfläche für die bequeme Haltung, nach Braune und Fischer. ☒ Schnittpunkt der Schwerlinie mit derselben.

Bei der Stellung, welche von selbst ohne willkürliche Beeinflussung eingenommen wird (die „bequeme Haltung“ nach Braune und Fischer, Fig. 38), ist die Schwerlinie 4 cm weiter nach vorn gerückt, wodurch eine größere Sicherung der Stellung bedingt ist (vgl. Fig. 40).

Bei verschiedenen anderen Stellungen und bei in verschiedener Weise angebrachter Belastung des Körpers wechselt der Schwerpunkt seine Lage nicht unerheblich. Als Beispiele führe ich folgende Angaben von Braune und Fischer hier an. Dieselben beziehen sich auf die Ausrüstung des deutschen Infanteristen.

	Lage des Schwerpunktes	
	Vor (+) oder hinter (—) dem Mittelpunkte des Hüftgelenks; cm	Über die Verbindungslinie der Mittelpunkte des Hüftgelenks; cm
1. Normalstellung	+ 0.2	4.7
2. Bequeme Haltung	— 0.8	7.3
3. Militärische Stellung ohne Gepäck bei präsentiertem Gewehr	+ 2.9	6.0
4. Feuerstellung, ohne Gepäck	+ 7.0	11.8
5. Stellung mit vorgehaltenem Gewehr, bei ausgestrecktem Arm	+ 7.7	10.0
6. Militärische Stellung mit vollem Gepäck und Gewehr über	— 1.6	10.5
7. Feuerstellung mit vollem Gepäck . .	+ 1.5	13.2

Die Unterstützungsfläche kann natürlich durch Entfernung der Füße voneinander beträchtlich vergrößert werden, und wir machen auch davon einen sehr ausgedehnten Gebrauch.

b. Das aufrechte Stehen.

Daß die Muskeltätigkeit für das aufrechte Stehen eine nicht zu unterschätzende Rolle spielt, folgt daraus, daß ein Mensch, welcher das Bewußtsein verliert, augenblicklich umfällt.

Um diese Muskeltätigkeit etwas näher zu charakterisieren, werde ich im Anschluß an R. du Bois-Reymond den Mechanismus der „bequemen Stellung" hier etwas näher erörtern.

Der Einfachheit wegen werde ich den Rumpf und die oberen gerade herabhängenden Extremitäten als Ganzes betrachten und teile also den Körper in folgende Abschnitte: 1. Kopf, 2. Rumpf, 3. die beiden Oberschenkel, 4. die beiden Unterschenkel, 5. die beiden Füße. Daß bei der Betrachtung des Aufrechtstehens die beiden Oberschenkel usw. als je eine Einheit aufgefaßt werden, ist natürlich, da sie sich bei symmetrischen Stellungen genau in der gleichen Weise verhalten.

Der Kopf. Sitzt man gegen eine Rückenlehne bequem gestützt und schläft in dieser Stellung ein, so sinkt der Kopf gegen die Brust herab. Daraus folgt, daß der Schwerpunkt des Kopfes vor dessen Gelenkachse liegt (siehe Fig. 38) und daß das Aufrechttragen des Kopfes unter Mitwirkung der Nackenmuskulatur stattfindet.

Für die aufrechte Stellung der Halswirbelsäule ist die Tätigkeit der Hals- und Nackenmuskeln sehr bedeutungsvoll.

Die Wirbelsäule an und für sich ist einem federnden, elastischen Stabe gleichzustellen. Wegen ihrer elastischen, fibro-kartilaginösen Zwischenscheiben und ihrer doppelten Krümmung wird ihre Tragkraft und ihre Widerstandsfähigkeit eine sehr große; nichtsdestoweniger müssen auch hier Muskeln tätig sein, um die Wirbelsäule aufrecht und steif zu halten.

Der Schwerpunkt des Rumpfes, des Kopfes und der Arme fällt bei der bequemen natürlichen Stellung etwas hinter die Verbindungslinie der Hüftgelenkmittelpunkte. Die Schwere ist daher bestrebt, den Rumpf im Hüftgelenk nach hinten umzudrehen. Dieser Drehung wird aber durch die vor dem Hüftgelenk vorbeiziehenden Muskeln, vor allem wohl durch den Iliopsoas, Halt geboten.

Ist der Oberkörper auf diese Weise auf dem Becken im Gleichgewicht gehalten, so bildet er nebst den Oberschenkeln wiederum einen gemeinsamen Abschnitt, der auf den Kniegelenken steht. Da nun die Hüftgelenkebene etwas vor dem Mittelpunkt des Kniegelenkes liegt, so strebt das gemeinsame System nach vornüber zu kippen. Dies wird aber durch die Muskulatur auf der Hinterseite des Oberschenkels verhindert. Hierbei ist der Quadriceps femoris vollkommen schlaff, wie daraus hervorgeht, daß das Ligamentum patellae im Stehen weder verkürzt noch gespannt ist.

Das Fußgelenk steht beträchtlich hinter der Hüftgelenkebene, und der Körper müßte daher unfehlbar vornüberfallen, wenn die Unterschenkel nicht dauernd durch einen sehr kräftigen Muskelzug aufrecht erhalten würden. Dies findet durch die Wadenmuskeln statt, die beim Stehen immer tätig sind, und in denen man auch die Ermüdung zuerst empfindet.

Diese Betrachtungen gelten nur für die ganz bestimmte Stellung, die hier speziell berücksichtigt worden ist. Insofern der aufrecht stehende Körper andere Lagen einnimmt, wodurch die Lage des Schwerpunktes der einzelnen Körperteile oder des Gesamtkörpers verändert wird, muß sich auch die hierbei stattfindende Muskeltätigkeit in entsprechender Weise verändern.

Wenn also nach dieser Darstellung verschiedene Muskelgruppen beim Stehen tätig sind, muß andererseits hervorgehoben werden, daß diese

Tätigkeit unter Umständen nur eine sehr geringe sein dürfte, denn der Unterschied des Stoffwechsels beim Liegen und beim Stehen kann beim ganz bequemen Stehen kaum merkbar sein (Katzenstein, Widlund). Auch wenn G. H. Meyer mit der von ihm vertretenen Auffassung, daß die aufrechte Stellung wesentlich durch die Spannung der Ligamente unterhalten wird, zu weit gegangen ist, und zugegeben, daß seine mechanische Darstellung der Körperhaltung in mehreren Beziehungen nicht ganz zutrifft, so scheint doch seine Hypothese der minimalen Muskeltätigkeit beim Stehen wesentlich richtig zu sein. Je strammer die Körperstellung ist, um so größer werden die Ansprüche auf die Muskeln, und um so mehr steigt auch der Stoffwechsel an, obgleich auch unter diesen Umständen die Differenz beim Liegen und beim Stehen nur etwa 26 Proz. beträgt.

c. Das Sitzen.

Beim Sitzen ruht der Körper auf den beiden Sitzknorren. Hierbei werden zwei Lagen unterschieden, je nachdem die Lotlinie vom Schwerpunkt des Rumpfes nach vorn oder nach hinten von der Verbindungslinie der beiden Sitzknorren fällt. Im ersten Falle wird das Vornüberfallen des Rumpfes hauptsächlich durch Kontraktion der Glutäalmuskeln vermieden. Im zweiten Falle wird der Rumpf gegen eine Rückenlehne gestützt.

§ 5. Die Ortsveränderungen des Körpers.

a. Methodisches.

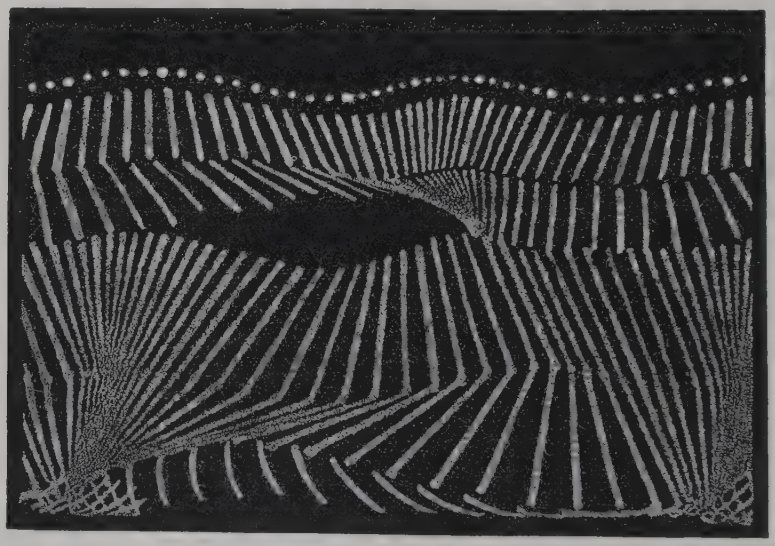
Das Gehen des Menschen ward schon von Gassendi und Borelli im 17. Jahrhundert untersucht, und ihre Untersuchungen wurden durch andere Forscher fortgeführt. Die Arbeiten fanden einen vorläufigen Abschluß in dem grundlegenden Werk der Gebrüder W. und E. F. Weber über die Mechanik der Gehwerkzeuge (1836), auf welches alle hierhergehörigen Forschungen bis in die neueste Zeit aufgebaut sind. Ein wesentlicher methodischer Fortschritt wurde durch die Anwendung der graphischen Methode beim Studium des Gehens erzielt (Marey und Carlet 1872) und ein noch größerer, als Muybridge die Methode der Momentphotographie zum Studium der sukzessiven Bewegungsphasen des Menschen und der Tiere benutzte. Diese Methode wurde als wissenschaftliches Untersuchungsmittel vor allem von Marey noch weiter vervollkommnet, dessen zahlreiche hierhergehörige Arbeiten im Jahre 1882 anfangen.

Eine eingehende Darstellung der von Marey geübten Methoden kann hier nicht gegeben werden. Als Beispiel seiner experimentellen Resultate sei auf die Figur 41 hingewiesen. Das Versuchsindividuum bewegte sich vor einem schwarzen Hintergrund und trug einen ganz schwarzen Anzug; in der Richtung der Längsachsen der Extremitäten und deren Unterabteilungen waren helle Streifen befestigt, wodurch allein diese

auf die lichtempfindliche Platte einwirkten. Die Platte wurde nun in bestimmten Intervallen und jedesmal nur während 0.001 Sekunde vom Licht getroffen; auf derselben entstand dabei eine Reihe von nacheinander folgenden Bildern, welche die Stellungen der wichtigsten Körperabschnitte bei den verschiedenen Phasen des Schrittes wiedergeben.

Diese Methode ist von Braune und Fischer weiter ausgebildet worden. Bei den Photographien nach Marey erhalten wir die Lageveränderungen des Körpers in nur einer einzigen Ebene, der Ebene der Gangrichtung. Aus diesen können wir aber gar keine Einsicht erhalten über die seitlichen Bewegungen, welche der Körper ausführt. Um eine vollkommen genügende Kenntnis der Gangbewegung zu bekommen, sind mindestens zwei in möglichst voneinander abweichenden Richtungen gleichzeitig gewonnene Projektionen erforderlich.

Braune und Fischer haben dies berücksichtigt, indem sie ihr Versuchsindividuum von rechts und links sowie von vorn rechts und von vorn links photographierten.



Figur 41. Die Lageveränderungen der rechten Körperhälfte beim Gehen, nach Marey. Von links nach rechts zu lesen.

Aus diesen Aufnahmen ließen sich dann die räumlichen rechtwinkligen Koordinaten ableiten.

Diese Methode setzt voraus, daß die verschiedenen Aufnahmen genau gleichzeitig erfolgen. Um dies zu erzielen, wurde folgendes Verfahren eingeschlagen. Das Versuchsindividuum war wie bei Marey mit einem schwarzen Anzuge bekleidet. An dem Anzuge waren lange, geradlinig ausgestreckte Geißlersche Röhren befestigt, welche sich an einigen Körperteilen, z. B. am Oberarm und Oberschenkel, zwischen den beiden das Glied begrenzenden Gelenken erstreckten, an anderen, z. B. am Unterarm, Unterschenkel und Fuß, von einem der beiden Gelenke bis über die Mitte des Gliedes hinausragten. Es wurden 11 Röhren verwendet, je eine für den Kopf, jeden der beiden Oberschenkel, Unterschenkel, Füße, Oberarme und Unterarme (das Handgelenk wurde fixiert und die Hand zum Unterarme gerechnet).

Um die einzelnen Bewegungsphasen genau gleichzeitig zu erhalten, wurden die 11 Röhren in der Weise miteinander leitend verbunden, daß sie hintereinander in denselben Stromkreis eines großen Ruhmkorffschen Induktors eingeschaltet waren. Die

Unterbrechung fand in genau gleichen Zeitintervallen statt, und zwar betrug die Zeit zwischen zwei aufeinander folgenden, durch die Photographie aufgezeichneten Bewegungen 0.0383 Sekunde.

Aus den unmittelbar gewonnenen Versuchsresultaten hat Fischer die beim Gehen stattfindenden Bahnkurven der Gelenkmittelpunkte, des Kopfscheitelpunktes, des Fußschwerpunktes und der Fußspitze sowie die Drehungen und Deformationen des Rumpfes usw. hergeleitet.

b. Die allgemeinen Erscheinungen des Ganges.

Figur 42 stellt nach Fischer die Lageveränderungen der unteren Extremitäten beim Gehen dar; in derselben ist der Zeitraum eines einfachen Schrittes in genau zehn gleiche Teile zerlegt.

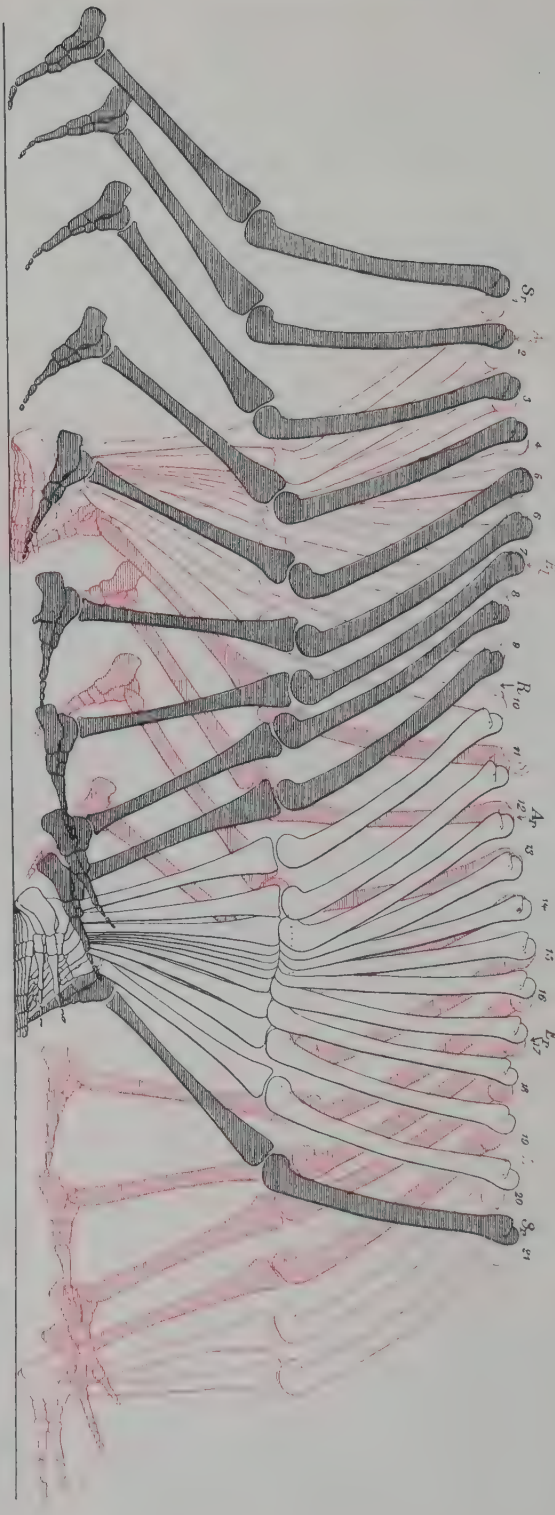
Bei jedem Schritt findet sich ein Moment, wo der Körper von dem einen, z. B. dem linken Bein unterstützt wird (Standbein), während das rechte Bein stark rückwärts gestellt ist. Hierbei ruht die ganze Sohle des linken Fußes auf dem Boden. Darauf wird der linke Fuß vom Boden abgewickelt, indem derselbe, von der Ferse anfangend, den Boden verläßt, bis er nur mit der Spitze der großen Zehe denselben berührt. Zu gleicher Zeit wird das linke Bein im Kniegelenk gebeugt, während es im Hüftgelenk fortfahrend gestreckt ist. Hierdurch wird der Schwerpunkt des Körpers eine gewisse Strecke in der Schrittrichtung nach vorn geschoben.

Während der linke Fuß und das linke Bein diese Bewegung ausführen, verläßt der rechte Fuß den Boden, das rechte Bein schwingt nach vorn, und der rechte Fuß wird ein Stück vor dem linken Bein mit der Ferse auf den Boden gestellt. Hierbei wird das rechte Bein sowohl im Hüft- als im Kniegelenk gebeugt, wodurch das Gleiten des Fußes auf dem Boden vermieden wird. Danach wird der ganze rechte Fuß gegen den Boden gestemmt, das rechte Bein wird senkrecht gestellt und macht nun seinerseits die gleichen Bewegungen wie soeben das linke Bein, während dieses in derselben Weise wie soeben das rechte nach vorne schwingt.

Beim Gehen sind also nie die beiden Füße auf einmal vom Boden aufgehoben, und in einem gewissen Moment stehen beide mit demselben in Berührung (vgl. jedoch II, S. 72). Während eines anderen Momentes ruht der Körper beim Gehen nur auf dem einen Bein (Standbein), und infolgedessen wird der Schwerpunkt des Rumpfes bei jedem Schritt von der einen Seite zur anderen bewegt. Wegen der Beugung des Standbeines wird er außerdem auch in vertikaler Richtung verschoben.

Zu dieser allgemeinen Beschreibung des Ganges füge ich nach Braune und Fischer einige Einzelheiten (vgl. Fig. 42) hinzu.

Gerade nach der ersten Bewegungsphase, welche in der Figur dargestellt ist, trifft der Moment ein (*Sr*), in welchem das rechte Bein den Boden verläßt, um nach vorn zu schwingen. Da ein Schritt durch zehn zeitlich gleichweit voneinander entfernte Phasen dargestellt worden ist, so erscheint gleich nach der 11. Phase der Moment (*Sl*), in welchem das linke Bein zu schwingen beginnt. Zwischen der 9. und 10. Phase setzt sich



Figur 42. Der Gang des Menschen, nach Fischer. Von links nach rechts zu lesen. Rot: linke Körperhälfte. Schwarz: rechte Körperhälfte. Die Bewegungsphasen, welche der Periode des Schwingens eines Beines angehören, sind durch Schraffierung vor den anderen hervorgehoben worden. *Sr* bzw. *Sl* der Moment, in welchem das rechte bzw. linke Bein seine Schwingung beginnt; *R* bzw. *L* der Moment, in welchem das rechte bzw. linke Bein sich auf den Boden vorn aufstellt; *Ar* bzw. *Al* der Moment, in welchem der rechte bzw. linke Fuß sich mit der ganzen Sohle auf den Boden aufsetzt; *Er* bzw. *El* der Moment, in welchem der rechte bzw. linke Fuß beginnt, sich vom Boden abzuwickeln.

das rechte Bein auf den Fußboden auf. Dementsprechend wird das linke Bein zwischen der 19. und 20. Phase aufgesetzt.

Der Kopfscheitelpunkt wie die Schulterlinie[1]) und die Hüftlinie[2]) beschreiben je eine räumliche Kurve, welche sowohl in der Ansicht von der Seite, als in der Ansicht von oben die Gestalt einer ziemlich regelmäßigen Wellenlinie besitzt. Die Wellenlänge der vertikalen Wellenlinie ist gleich der einfachen, die der horizontalen Wellenlinie gleich der doppelten Schrittlänge.

Ferner sind auch Schwingungen der Schulterlinie und Hüftlinie um eine vertikale Achse zu erkennen. Beim Aufsetzen eines Beines ist immer die Hüftlinie auf die Seite des aufzusetzenden Beines am meisten nach vorn, die Schulterlinie dagegen fast am meisten nach hinten gedreht. Daraus geht hervor, daß sowohl die Hüftlinie als auch die Schulterlinie Schwingungen um eine vertikale Achse ausführt,

[1]) Schulterlinie = die Verbindungslinie der beiden Schultergelenkmittelpunkte.

[2]) Hüftlinie = die Verbindungslinie der beiden Hüftgelenkmittelpunkte.

deren Dauer gleich der doppelten Schrittdauer ist, und daß die Schwingungen der Schulterlinie immer in entgegengesetztem Drehungssinne stattfinden wie die der Hüftlinie. Außerdem führen die beiden Linien auch Schwingungen um eine Achse parallel der Gangrichtung aus.

Zu Anfang der Periode des Schwingens eines Beines wird das Kniegelenk noch mehr gebeugt, als es im Moment des Abhebens des Fußes vom Boden der Fall war. Darauf wird es gestreckt und zuletzt, kurz vor dem Aufsetzen des Beines, wieder etwas gebeugt, so daß das Bein in etwas gebeugter Haltung auf den Boden auftritt. Während des Aufstehens des Beines ergibt sich derselbe Wechsel der Bewegungen im Kniegelenk. Anfangs wird das letztere noch etwas mehr gebeugt, darauf gestreckt und zuletzt, bevor das Bein den Boden verläßt, wieder gebeugt.

Im Beginn der Periode des Schwingens befindet sich der Fuß infolge des Abwickelns vom Boden in ausgesprochener Plantarflexion; im Laufe der Schwingung findet im Fußgelenk Dorsalflexion statt, und der Fuß kehrt in seine mittlere Haltung zum Unterschenkel zurück. Während des Aufstehens dreht sich der Fuß zuerst um einen annähernd festen Punkt seiner Hacke; darauf bleibt er längere Zeit nahezu in Ruhe, indem er dabei mit ganzer Sohle auf dem Boden aufsteht. Endlich wickelt er sich vom Boden ab. Zu Anfang dieser Periode findet im Fußgelenk Plantarflexion statt; diese wird aber bald von einer Dorsalflexion abgelöst, welche ihrerseits endlich wieder einer sehr energischen Plantarflexion Platz macht.

c. Die Muskeltätigkeit beim Gehen.

Die beim Gehen geleistete Arbeit wird dazu verwendet, dem Körper mit Überwindung des Luftwiderstandes und der Reibung gegen den Fußboden eine gewisse Beschleunigung nach vorwärts zu erteilen, mit welcher als ein außerordentlich wichtiger Faktor die in unzertrennbarem Zusammenhang mit dem Gehmechanismus stehenden Oszillationen des Schwerpunktes bei jedem Schritt verbunden sind. Was diese Veränderungen der Schwerpunktlage bedeuten, ist leicht einzusehen. Nach den Gebrüdern Weber betragen diese Schwankungen etwa 32 mm, was nach den späteren Messungen eher zu niedrig als zu hoch ist. Bei einem Körpergewicht von 70 kg ist also die hierauf verwandte Arbeit 2:24 kg-m, d. h. pro 1000 Schritt 2240 kg-m = 21 Kal. (bei einem Wirkungsgrade von 25 Proz.).

Aus der vorstehenden Darstellung folgt, daß die bei jedem Schritt stattfindende Arbeit eigentlich von dem Standbeine geleistet wird, denn dieses Bein schiebt durch seine Bewegungen den Rumpf vorwärts. Die sich daran anschließende Schwingung des anderen Beines wurde von den Gebrüdern Weber als eine wesentlich passive aufgefaßt, und zwar würde dieses Bein wie ein Pendel nach vorn schwingen. Diese Ansicht fand eine Stütze darin, daß, nach den Messungen Webers, die Schwingungsdauer des schlaff hängenden Beines mit der Schrittdauer bei derselben Person beim schnellsten Gehen sehr nahe zusammenfällt. Demgegenüber zeigen aber Fischers eingehende Untersuchungen, daß die Schwingung des Beines in noch stärkerem Maße der Einwirkung der Muskeln als dem Einfluß der Schwere zuzuschreiben ist. Damit ist der Be-

weis erbracht, daß die Schwingungsbewegung des Beines sich auch nicht annähernd als reine Pendelschwingung darstellt, und daß daher die Pendeltheorie der Gebrüder Weber falsch ist.

Die hierbei stattfindende aktive Tätigkeit wird nach Fischer wahrscheinlich in folgender Weise zustande gebracht. Zu Anfang der Periode des Schwingens wirken der M. iliopsoas, ferner der M. rectus femoris und der M. tibialis anterior. Im Verlaufe der Schwingung wird die Spannung dieser Muskeln allmählich geringer, bis ihre Kontraktion gegen Ende des ersten Drittels der Schwingungsdauer ganz aufhört. Nun folgt eine etwa 0.04 Sekunde lange Pause, in welcher nur der M. tibialis anterior schwach kontrahiert oder nur elastisch gespannt ist. Nach Ablauf derselben kontrahieren sich die Rückwärtsstrecker des Oberschenkels, wie der M. glutaeus maximus, ferner einer oder der andere der drei Muskeln M. biceps femoris caput longum, M. semimembranosus und M. semitendinosus, während der M. tibialis anterior immer noch in seiner Spannung anhält. Im letzten Viertel der Schwingungszeit wird der letzterwähnte durch den M. gastrocnemius abgelöst, während es nicht wahrscheinlich ist, daß auch der M. soleus zur Kontraktion gebracht wird. Kurz vor dem Auftreten des Beins auf den Fußboden tritt dann vielleicht wieder der M. tibialis anterior in Tätigkeit. Im allgemeinen nehmen die beiden über das Fußgelenk hinwegziehenden Muskeln in der Periode des Schwingens überhaupt nur geringe Spannungen an.

Die Dauer eines Schrittes ist beim möglichst natürlichen Gehen bei verschiedenen Individuen von der Körperlänge oder, richtiger, von der Länge der Beine sehr abhängig, und zwar ist sie um so länger, je länger die Beine sind. Auf der anderen Seite ist die Schrittlänge bei kleinen Individuen geringer als bei großen. Kleine Individuen machen daher schnellere und kürzere Schritte als große, und wenn ein langer und ein kurzer Mensch dasselbe Schrittempo einhalten wollen, kann dies nur durch einen besonderen Willensakt geschehen, und man merkt ohne Schwierigkeit, daß dieses Gehen viel anstrengender ist als das gewissermaßen unbewußt erfolgende.

Die Schrittdauer kann dadurch beeinflußt werden, daß die Abwicklung des Fußes des Standbeines willkürlich verändert wird. Die kürzeste Schrittdauer ist die, wenn der Fuß des Standbeines in demselben Augenblick den Boden verläßt, wo das schwingende Bein den Boden trifft: in diesem Falle ruht der Körper immer nur auf einem Bein. Bei langsamem Gange ist die Dauer der Abwicklung länger als die Schwingungsdauer, und infolgedessen finden sich hier Momente, bei welchen beide Füße gleichzeitig den Boden berühren.

Die Länge und die Dauer eines Schrittes variieren also sehr erheblich. Im allgemeinen kann erstere bei gewöhnlichem Gehen auf etwa 0.66 m, letztere auf etwa 0.6 Sekunde geschätzt werden. — Beim Wanderschritt, d. h. dem Gang, welchen ein Mensch unwillkürlich annimmt, wenn er andauernd auf der Landstraße von Ort zu Ort wandern will, beträgt die Schrittlänge durchschnittlich über 0.80 m [0.77—1.05], die Schrittdauer etwa 0.5 Sekunde (Fischer).

Der durch den Körper gegen den Fußboden ausgeübte Druck zeigt im Verlauf eines Schrittes nicht unbeträchtliche Schwankungen. Beim Gang ohne Belastung ist im Moment, in welchem der allein auf dem Boden aufstehende Fuß gerade beginnt, sich vom Boden abzuwickeln (*Er*, *El*, Fig. 42), der Druck nahezu gleich dem Gewicht des Körpers. Er steigt darauf ziemlich schnell auf eine größere Höhe, auf der er sich, bis hinein in die Periode des Aufstehens des anderen Fußes mit ganzer Sohle (*Ar*, *Al*), annähernd konstant erhält. Zuletzt wird er sogar noch merklich größer, um dann aber ziemlich schnell zu fallen, so daß er in der zweiten Hälfte der Periode des Aufstehens des Fußes mit ganzer Sohle etwa auf die Hälfte des Körpergewichtes herabgesunken ist. Bei einem Menschen von 58.7 kg Körpergewicht betrugen die Maxima und Minima des Druckes gegen den Fußboden im Mittel etwa 76 bzw. 26 kg (Fischer).

Nach Durig beträgt die Zunahme der Verbrennung bei nicht zu schnellem Gehen (1 km in 10 Min.) auf einer horizontalen Bahn pro Meter Weg und Kilogramm Körpergewicht durchschnittlich etwa 0.0005—0.0006 Kal., d. h. für ein Körpergewicht von 70 kg und 1 km 35 — 42 Kal. Da das Heben des Schwerpunktes bei jedem Schritt, unter Annahme einer Schrittlänge von 0.66 m, pro 1 km einen Kraftaufwand von 32 Kal. erfordert (vgl. S. 71), folgt, daß hier der größte Teil des Energieverbrauches gerade auf die Oszillationen des Schwerpunktes zu beziehen ist.

d. Das Laufen.

Das Laufen unterscheidet sich vom Gehen wesentlich dadurch, daß die Dauer der Abwicklung kürzer als die Schwingungsdauer ist; infolgedessen gibt es Augenblicke, wo keiner der Füße den Boden berührt und also der Körper in der Luft schwebt.

e. Das Schwimmen.

Das spezifische Gewicht des Körpers ist — auch unter Bezugnahme auf die in den Lungen und in dem Verdauungsrohr eingeschlossenen Gase — größer als dasjenige des Wassers. Daher sinkt der Körper, wenn er ins Wasser kommt, mehr oder weniger schnell unter die Oberfläche. Dem wird durch die Schwimmbewegungen entgegengewirkt, welche bezwecken, den Körper durch einen nach unten gerichteten Druck aus dem Wasser zu heben. So leicht beweglich das Wasser auch ist, so leistet es doch einen gewissen Widerstand, wodurch es durch die Schwimmbewegungen möglich wird, den Körper am Sinken zu verhindern. Ganz in derselben Weise wird der Körper durch geeignete Bewegungen im Wasser vorwärts getrieben.

Dem Hinuntersinken des Körpers wird um so leichter entgegengewirkt, je fettreicher er ist, denn das Fett ist spezifisch leichter als das Wasser; je mehr luftgefüllt die Lungen sind; je reicher an Salz das Wasser ist, denn das spezifische Gewicht des Wassers nimmt bei steigendem Salzgehalt zu.

SECHZEHNTES KAPITEL.

Uber die Sinnesempfindungen im allgemeinen.

Erster Abschnitt.

Die qualitativen Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung.

Unsere Kenntnis der uns umgebenden äußeren Welt erhalten wir nur durch unsere Sinne.

Der Tastsinn in weitester Bedeutung lehrt uns, die Beschaffenheit der Gegenstände zu erkennen, die in Berührung mit unserem Körper kommen,

und teilt uns Nachrichten über die Temperatur dieser wie auch entfernterer Gegenstände mit.

Durch den Geschmackssinn können wir gewisse Eigenschaften bei Substanzen unterscheiden, welche auf unser Geschmacksorgan einwirken.

Der Geruchssinn ermöglicht uns, die Beschaffenheit der Luft in gewisser Beziehung zu beurteilen; bei gewissen Tieren hat der Geruchssinn dadurch eine sehr große Bedeutung, daß er es ermöglicht, eine Beute oder einen Feind schon in weiter Entfernung zu erkennen.

Mit dem Gehörsinn empfinden wir die Schwingungen fester, flüssiger und gasförmiger Körper, welche unser Ohr treffen. Durch diesen Sinn erhalten wir nicht allein von dem Kenntnis, was in unserer unmittelbaren Nähe vorgeht, sondern auch von dem, was in weiter Entfernung von uns geschieht.

Auf eine noch weitere Entfernung erstreckt sich der Gesichtssinn: durch denselben können wir bis in die größte Ferne eindringen, von wo her nur Lichtstrahlen unser Auge treffen können.

Die Gesamtheit unserer Empfindungen[1]) ist aber nicht mit den durch die genannten Sinne vermittelten Nachrichten von der Außenwelt erschöpft. Von allen Organen des Körpers werden durch die zugehörigen zentripetalen Nerven Nachrichten von dem Zustand und den Vorgängen in denselben dem zentralen Nervensystem überliefert. Unter diesen dringen einige gar nicht zum Bewußtsein, sondern wirken nur unter Mitwirkung der niederen Teile des zentralen Nervensystems auf die Verrichtungen des Körpers regelnd ein. Andere von diesen Nachrichten kommen zum Bewußtsein und verursachen mehr oder weniger deutlich hervortretende Empfindungen. Hierher gehören die Empfindungen, durch welche wir Kenntnis von der Lage unseres Körpers und seiner einzelnen Teile wie von dem Umfang ihrer Bewegungen und der Stärke der Muskelkontraktionen erhalten, kurz diejenigen Empfindungen, welche im allgemeinen als dem Bewegungssinn zugehörig zusammengefaßt werden. Auch die von anderen inneren Organen, von dem Herzen, dem Magen, den Därmen, der Harnblase usw. ausgelösten Empfindungen gehören hierher. Diese Empfindungen treten nur dann schärfer hervor, wenn sie aus irgendwelcher Ursache besonders lebhaft geworden sind, in welchem Falle sie sich durch einen zuweilen sehr heftigen Schmerz auszeichnen. In der Regel sind sie aber ganz un-

---

[1]) Als Empfindung bezeichnen wir den einfachsten, nicht mehr zerlegbaren Zustand unseres Bewußtseins. Eine dieser Definition entsprechende Empfindung dürfte aber kaum existieren, denn sogar bei den allereinfachsten bewußten Vorgängen weist die psychologische Analyse nach, daß sie in der Tat aus mehreren einfachen Empfindungen zusammengesetzt sind. Die an sich einfache Empfindung des Süßen z. B. ist wohl immer mit der Empfindung verbunden, daß wir irgend etwas im Mund haben; die Empfindung einer Farbe wird ebenso durch die Projektion derselben zu einem gewissen Ort der äußeren Welt kompliziert usw. Wir werden diese Vorgänge im Bewußtsein als Vorstellungen bezeichnen.

bestimmt und machen sich nur bei der allgemeinen Gefühlsstimmung geltend, welche je nach der verschiedenen Beschaffenheit dieser vagen Empfindungen vielfach und in verschiedener Richtung variieren kann und, trotz ihres nur ganz schwach ausgeprägten Charakters, doch unser ganzes Wesen, unser ganzes Tun und Lassen in einem oft sehr bedeutenden Grade zu beeinflussen vermag.

Es ist eine der wichtigsten Tatsachen der gesamten Sinnesphysiologie, daß unsere bewußten Empfindungen, welcher Art sie auch sein mögen, nicht in denjenigen Organen entstehen, woselbst die hierbei mitbeteiligten zentripetalen Nerven sich verteilen und auf welche die Reize einwirken. Die Lichtempfindung entsteht also nicht in dem Auge, die Gehörempfindung nicht in dem Ohre usw.

Die peripheren Sinnesorgane, sowie überhaupt die peripheren Endigungen der zentripetalen Nerven bezwecken einzig und allein, die Reize, welche sie treffen, auf die zugehörigen Nerven zu übertragen. Durch die betreffenden Nerven pflanzt sich die ausgelöste Erregung nach den Zentralorganen fort, und erst durch die im Gehirn ausgelöste Tätigkeit entsteht die bewußte Empfindung. Je nachdem der eine oder andere zentripetale Nerv erregt wird, wird die eine oder andere Stelle des Gehirns primär in Tätigkeit versetzt. Bei der Reizung verschiedener zentripetaler Nerven arbeiten also wesentlich verschiedene Stellen des Gehirns (vgl. Näheres in Kap. XXIV).

Wie vermag ein im Gehirn ausgelöster materieller Prozeß eine bewußte Empfindung auszulösen?

Die Philosophen haben zu allen Zeiten versucht, diese Frage zu beantworten. Da wir dieselbe hier nur von rein naturwissenschaftlichem Standpunkt aus erörtern, können wir uns nicht auf die philosophischen Betrachtungen einlassen. Rein naturwissenschaftlich wird wohl diese Frage nimmer beantwortet werden können, denn sie ist, wie dies vor allem DU BOIS-REYMOND nachgewiesen hat, in der Tat transzendentaler Natur.

Wenn unser Naturerkennen so weit fortgeschritten wäre, daß es alle Bewegungen des Weltalls in Bewegungen der Atome aufgelöst und also unsere Naturerklärung zu der Mechanik der Atome zurückgeführt hätte, so würden wir natürlich dadurch imstande sein, auch die bei bestimmten geistigen Vorgängen stattfindenden Bewegungen der Atome in unserem Gehirn ganz genau zu präzisieren. So befriedigend diese Kenntnis auch wäre, so würde sie doch über den Zusammenhang dieser Bewegungen der Gehirnatome mit den für uns ursprünglichen, nicht mehr definierbaren Tatsachen, wie: ich fühle Wohlbehagen, ich fühle Schmerz und den daraus unmittelbar hervorgehenden Satz „ich denke, also bin ich“ keinen Aufschluß geben können. Das heißt, es ist unmöglich, naturwissenschaftlich zu begreifen, wie das Bewußtsein und der Gedanke aus dem Zusammenwirken der Atome entstehen, ja wir könnten uns eine andere der unserigen ganz ähnliche Welt vorstellen, in welcher alles genau so als in unserer Welt passiert wäre, wo aber kein Bewußtsein, kein Gedanke vorhanden gewesen wäre, und doch würde die soeben erwähnte Mechanik der Atome für diese Welt ebenso gültig wie für die unserige sein. Vgl. DU BOIS-REYMOND, Die Grenzen des Naturerkennens. Leipzig.

In welchem Sinne entsprechen unsere von den äußeren Reizen hervorgerufenen Empfindungen der Wirklichkeit?

Auf dieses Problem stoßen Philosophie und Naturwissenschaft von zwei entgegengesetzten Seiten, es ist eine gemeinsame Aufgabe beider[1]). Die erstere, welche die geistige Seite betrachtet, sucht aus unserem Wissen und Vorstellen alles auszuscheiden, was von den Einwirkungen der Körperwelt herrührt, um rein hinzustellen, was der eigenen Tätigkeit des Geistes angehört. Die Naturwissenschaft im Gegenteil sucht abzuscheiden, was Definition, Bezeichnung, Vorstellungsform, Hypothese ist, um rein übrig zu behalten, was der Welt der Wirklichkeit angehört, deren Gesetze sie sucht. In der Theorie der Sinnesempfindungen kann der Naturforscher diesen Fragen erst recht nicht aus dem Wege gehen.

Unter den Sinnesempfindungen verschiedener Art kommen zwei verschiedene Grade des Unterschiedes vor. Der am tiefsten eingreifende ist der Unterschied zwischen Empfindungen, die verschiedenen Sinnen angehören, wie zwischen blau, süß, warm, lauttönend. Dieser Unterschied wird als Unterschied in der Modalität der Empfindung bezeichnet. Derselbe ist so eingreifend, daß er jeden Übergang vom einen zum andern, jedes Verhältnis größerer oder geringerer Ähnlichkeit ausschließt. Ob z. B. süß dem Blau oder Rot ähnlicher sei, kann man gar nicht fragen. — Die zweite Art des Unterschiedes dagegen, die minder eingreifende, ist die zwischen verschiedenen Empfindungen desselben Sinnes; Helmholtz beschränkt auf ihn die Bezeichnung eines Unterschiedes der Qualität. Innerhalb desselben Sinnes ist Übergang und Vergleichung möglich. Vom Blau können wir durch Violett und Karminrot in Scharlachrot übergehen und z. B. aussagen, daß Gelb dem Orangerot ähnlicher sei als dem Blau.

Es ist nicht ganz leicht, in jedem speziellen Falle zu entscheiden, ob sich zwei vorhandene Empfindungen in bezug auf Modalität oder Qualität unterscheiden. So ist Öhrwall, auf die soeben mitgeteilte Definition von Helmholtz gestützt, der gewöhnlichen Auffassung entgegen entschieden dafür eingetreten, daß die verschiedenen Geschmacksqualitäten (Süß, Salz, Sauer, Bitter) in der Tat verschiedene Modalitäten darstellen. Andererseits weist Nagel darauf hin, daß zwischen den Geruchs-, Geschmacks- und den Tastempfindungen (der Zunge wenigstens) Übergänge bestehen, daß also die psychologische Trennung verschiedener Modalitäten bei den niederen Sinnen keine scharfe ist. Wenn wir aber den Modalitätsbegriff in der Weise auffassen, daß Empfindungen, welche verschiedenen Modalitäten entsprechen, ihrer Stärke nach nicht verglichen werden können, auch nicht Kompensationen und wirkliche Mischempfindungen darbieten, während solches bei Empfindungen, welche sich nur hinsichtlich ihrer Qualität unterscheiden, mehr oder minder leicht durchgeführt werden kann, so werden wir doch die Geschmacks- und die Geruchsempfindungen als besondere Modalitäten voneinander trennen, die verschiedenen Geschmacksempfindungen aber als demselben Modalitätskreis angehörig auffassen müssen.

Die durch äußere Einwirkungen hervorgerufenen Empfindungen würden sich daher, jedoch mit aller Reservation, in folgende Modalitäten ordnen lassen: Druck- und

[1]) Die folgende Darstellung ist im wesentlichen eine Wiedergabe der Ansichten Helmholtz' (Die Tatsachen in der Wahrnehmung. Berlin 1879).

Berührungsempfindungen; Wärme- und Kälteempfindungen; Geschmacksempfindungen; Geruchsempfindungen; Gehörempfindungen; Gesichtsempfindungen[1]).

Der tief eingreifende Unterschied zwischen verschiedenen Sinnen hängt, wie die Erfahrung ergibt, ganz und gar nicht von der Art des äußeren Eindruckes, durch den die Empfindung erregt ist, ab, sondern ist ganz allein und ausschließlich durch den Sinnesnerven bestimmt, der von dem Eindrucke getroffen worden ist.

Die Physik lehrt, daß das Licht äußerst schnelle Schwingungen darstellt. Wenn diese unsere Netzhaut treffen, so wird diese dadurch erregt und ruft ihrerseits im Gehirn eine Erregung hervor, welche in unserem Bewußtsein eine Lichtempfindung erzeugt.

Diese Lichtempfindung hat aber nicht die geringste Ähnlichkeit mit den unendlich zahlreichen Vibrationen, welche die objektive Erscheinung des Lichtes konstituieren. Schon dies bezeugt ziemlich deutlich, daß die Empfindung hinsichtlich ihrer Art mit ihrer äußeren Ursache nicht übereinstimmen kann.

Dies wird durch folgendes endgültig bewiesen.

Wenn wir auf das Auge einen Druck ausüben, so erhalten wir, auch wenn dies im tiefsten Dunkel stattfindet, eine Lichtempfindung, die sich durch ein brillantes Farbenspiel charakterisiert. Ein Schlag auf das Auge ruft einen Lichtblitz hervor.

Hier begegnen wir also einer völlig typischen Lichtempfindung, und dabei ist gar kein Licht in das Auge gelangt. In diesem Fall ist also die Lichtempfindung unzweifelhaft davon abhängig, daß der Sehnerv durch den auf das Auge ausgeübten Eingriff erregt worden ist.

Ganz dasselbe ist der Fall, wenn ein elektrischer Strom durch das Auge geleitet wird; auch hier bekommen wir, ohne Licht, eine Lichtempfindung.

Da nun also Empfindungen von ganz derselben Beschaffenheit durch drei völlig verschiedene Reizarten — Licht, mechanische Reizung und Elektrizität — ausgelöst werden, so ist es einleuchtend, daß die Empfindung ihrem Charakter nach in keinerlei Weise mit der äußeren Ursache, von welcher sie hervorgerufen worden ist, übereinstimmen kann.

Diese Folgerung wird durch Erfahrungen bestätigt, welche zeigen, daß eine und dieselbe äußere Ursache, je nachdem sie verschiedene Sinnesorgane trifft, ganz verschiedenartige Empfindungen hervorruft.

Ein Druck auf die Haut ruft eine Empfindung von Druck oder Berührung hervor; ein Druck auf das Auge löst eine Lichtempfindung aus. — Wenn leuchtende Strahlen in das Auge fallen, so entsteht eine Lichtempfindung, während dieselben Strahlen, wenn sie in genügender Stärke die Haut treffen, eine Wärmeempfindung hervorrufen. — Die Empfindung, welche durch einen elektrischen Strom ausgelöst wird, hat einen vollkommen anderen Charakter, je nachdem der Strom dem Auge oder der Haut zugeführt wird.

Wie die Empfindungen im Gehirn entstehen, so erhalten sie auch ihren eigentümlichen Charakter von uns selber.

Da nun eine Lichtempfindung, in welcher Weise sie auch hervorgerufen werden mag, doch in letzter Hand von einem materiellen Prozeß in unserm Gehirn bedingt ist, müssen Lichtempfindungen auch in dem Falle entstehen können, wenn weder das Auge noch der Sehnerv erregt wird, sondern diejenige Stelle des Gehirns, welche bei jedem derartigen Prozeß in Tätigkeit versetzt wird, durch Veränderung der Blutzufuhr oder durch irgendwelche andere Umstände unmittelbar gereizt wird.

---

[1]) Betreffend den Schmerz vgl. Kap. XVII, § 4.

Hierin liegt die Ursache der Gesichtshalluzinationen. Für unsere subjektive Auffassung ist es ganz einerlei, in welcher Weise die betreffende Stelle unseres Gehirns in Tätigkeit versetzt wird — ob dies mittelbar vom Sehnerven aus oder unmittelbar durch irgendwelchen im Gehirn selbst stattfindenden Prozeß geschieht. Unter solchen Umständen muß die im letztgenannten Fall entstandene Gesichtsempfindung, die Halluzination, für das davon betroffene Individuum ganz denselben Charakter von Wirklichkeit haben wie diejenigen Gesichtsempfindungen, welche in normaler Weise durch die Einwirkung des Lichtes auf die Netzhaut entstehen.

Was ich über die Gesichtsempfindungen bemerkt habe, ist selbstverständlich auch für die übrigen Sinnesempfindungen gültig.

Obgleich alle unsere Empfindungen, einschließlich der Organgefühle, im Gehirn entstehen, werden sie von unserem Bewußtsein nicht zum Gehirn, sondern nach außen, entweder nach Teilen unseres Körpers, die außerhalb des Gehirns liegen, oder in den uns umgebenden Raum projiziert. Solcher Art verlegen wir die Empfindungen von Druck und Berührung nach der Haut, die Geschmacksempfindungen nach der Zunge, die Geruchsempfindungen nach dem umgebenden Raum, nach den Nasenhöhlen oder auch nach der Mundhöhle, die Gehörempfindungen in der Regel in den umgebenden Raum, in Ausnahmefällen aber nach dem Ohre; die Gesichtsempfindungen werden immer in den äußeren Raum verlegt.

Auch die Nachrichten, welche durch zentripetale Nerven über den Zustand in unserem eigenen Körper dem zentralen Nervensystem vermittelt werden, werden zum großen Teil in verschiedene Körperorgane projiziert. Am deutlichsten findet dies bei Schmerzen sowie bei den Muskel- und Bewegungsempfindungen statt; aber auch andere Organempfindungen werden nach peripheren Organen verlegt, wie z. B. die Durstempfindung in den Rachen, die Hungerempfindung in den Magen usw. Die Ursache der letzterwähnten Empfindungen ist noch dunkel; eine Erörterung der in dieser Hinsicht aufgestellten Hypothesen muß hier wegen Raummangel ausbleiben.

Diejenigen Empfindungen endlich, welche den allgemeinen Gefühlston unserer Stimmung geben, werden allerdings im allgemeinen in kein bestimmtes Organ projiziert, indessen werden auch sie nicht ins Gehirn verlegt, sondern bilden eine allgemeine, den ganzen Körper durchziehende eigentümliche Entität, welche sich je nach ihrer verschiedenen Beschaffenheit als Herabstimmung, Kraftgefühl, Übelsein, Wohlsein usw. unserer subjektiven Auffassung darstellt.

Aus diesem allen folgt, daß insofern die Beschaffenheit unserer Empfindung uns von der Eigentümlichkeit der äußeren Einwirkung, durch welche sie erregt wird, eine Nachricht gibt, sie als ein Zeichen derselben, nicht aber als ein Abbild gelten kann. Denn vom Bilde verlangt man irgendeine Art von Gleichheit mit dem abgebildeten Gegenstande, ein Zeichen aber braucht gar keine Ähnlichkeit mit dem zu haben, dessen Zeichen es ist. Die Beziehung zwischen beiden beschränkt sich darauf, daß das gleiche Objekt, unter gleichen Umständen zur Einwirkung kommend, das gleiche Zeichen hervorruft, und daß also ungleiche Zeichen immer ungleicher Einwirkung entsprechen.

Der populären Meinung gegenüber, welche die volle Wahrheit der Bilder annimmt, die uns unsere Sinne von den Dingen liefern, mag dieser Rest von Ähnlichkeit, den wir anerkennen, sehr geringfügig erscheinen. In Wahrheit ist er es aber nicht; denn mit ihm kann noch eine Sache von der allergrößten Tragweite geleistet werden, nämlich die Abbildung der Gesetzmäßigkeit in den Vorgängen der wirklichen Welt. Jedes Naturgesetz sagt aus, daß auf Vorbedingungen, die in gewisser Beziehung gleich sind, immer Folgen eintreten, die in gewisser anderer Beziehung gleich sind. Da Gleiches in unserer Empfindungswelt durch gleiche Zeichen angezeigt wird, so wird der naturgesetzlichen Folge gleicher Wirkungen auf gleiche Ursachen auch eine ebenso regelmäßige Folge im Gebiete unserer Empfindungen entsprechen.

Wenn also unsere Sinnesempfindungen in ihrer Qualität auch nur Zeichen sind, deren besondere Art ganz von unserer Organisation abhängt, so sind sie doch nicht als leerer Schein zu verwerfen, sondern sie sind eben Zeichen von etwas, sei es etwas Bestehendem oder Geschehendem, und was das Wichtigste ist, das Gesetz dieses Geschehens können sie uns abbilden.

Die Beschaffenheit der Empfindung erkennt also die Physiologie als bloße Form der Anschauung an. An sich hat die Empfindung, wie wir dies nach Du Bois-Reymond schon ausgeführt haben, einen transzendentalen Charakter. Da nun die Erfahrung bestätigt, daß die Reizung verschiedener zentripetaler Nerven verschiedene Empfindungen hervorruft, da wir ferner wissen, daß die Empfindung nicht durch die Erregung des peripheren Sinnesorganes oder durch die der zentripetalen Nerven, sondern durch die Tätigkeit des Gehirns, als Korrelat derselben entsteht, und da die Forschung endlich nachgewiesen hat, daß die verschiedenen zentripetalen Nerven in verschiedenen Feldern der Großhirnrinde endigen, welche ihrerseits mit anderen Gehirnteilen in nervöser Verbindung stehen, so folgt daraus, daß die besonderen Eigenschaften der Empfindung von den Eigenschaften der erregten Gehirnteile bedingt sind. In dieser Meinung werden wir die Lehre von den spezifischen Sinnesenergien hier auffassen.

Nicht allein die verschiedenen Modalitäten unserer Empfindungen, sondern auch die verschiedenen Qualitäten innerhalb einer und derselben Modalität hängen in der hier dargestellten Weise von der Erregung gewisser besonderer Nervenzellen oder Komplexe von Nervenzellen ab, wie wir später näher auszuführen Gelegenheit haben werden.

Können wir aber bestimmt sagen, daß die Erregung bestimmter Gehirnteile immer eine und dieselbe, qualitativ gleiche Empfindung hervorrufen muß? Von dem Standpunkte unseres jetzigen Wissens aus läßt sich diese Frage nicht ganz bestimmt beantworten. Um dies zu tun, wäre es erstens notwendig, daß die Erregung eines und desselben zentripetalen Nerven nie andere als quantitative Verschiedenheiten darböte: denn wenn auch qualitative Verschiedenheiten der Nervenerregung stattfinden sollten, so könnten ja dadurch Differenzen in bezug auf die Erregung der entsprechenden Rindenfelder hervorgerufen werden.

Ferner könnte auch der jeweilige Zustand des betreffenden Gehirnteils für das qualitative Resultat der Reizung von Bedeutung sein. Wir haben, wenn auch nicht vollgültige Beweise, so doch Tatsachen, die es wenigstens wahrscheinlich machen, daß ein Nervenzentrum, wenn es in Tätigkeit ist, bei einer ihm zugeführten Reizung in Ruhe übergeht, während dasselbe Zentrum bei Reizung während seiner Ruhe tätig wird. Es könnte dies auch mit den Gehirnteilen, welche die bewußten Empfindungen

vermitteln, der Fall sein, und es ist nicht undenkbar, daß diese verschiedenen Zustände Empfindungen verschiedener Art verursachen könnten, und daß also ein und dasselbe Rindenfeld zweierlei qualitativ verschiedene Empfindungen hervorrufen könnte.

Wie es hiermit auch sein mag, die qualitativen Eigenschaften unserer Empfindungen stehen jedenfalls in einem unauflöslichen Zusammenhang mit den Gehirnteilen, deren Erregung sie ihr Entstehen verdanken.

Die peripheren Sinnesorgane, besonders die der sogen. höheren Sinne, sind speziell darauf eingerichtet, von bestimmten Energieformen erregt werden zu können. Jedes verschiedene Sinnesorgan bevorzugt also gewisse Energieformen, und es ist sehr wahrscheinlich, daß während der Stammesentwicklung der Tiere sich diese Sinnesorgane allmählich für diese adäquate Reizform abgepaßt haben, wobei unter der Einwirkung der also bevorzugten Reizform die zugehörigen Nervenzentren sich ebenfalls allmählich differenziert haben.

Zweiter Abschnitt.

Die quantitativen Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung.

Damit ein äußerer Reiz überhaupt eine Empfindung hervorzurufen vermag, muß seine Stärke eine gewisse untere Grenze übersteigen. Diese Grenze wird nach Herbart als Schwellenwert des Reizes bezeichnet. Wenn der Reiz von dieser Stärke aus gesteigert wird, so wird auch die Empfindung eine stärkere. Während aber die Stärke des äußeren Reizes in das Unendliche gesteigert werden kann, überschreitet die Stärke der Empfindung niemals eine gewisse obere Grenze: dieses Maximum der Empfindung tritt schon bei einer verhältnismäßig geringen Reizstärke ein, und eine weitere Steigerung des Reizes bewirkt nicht nur keine quantitative Zunahme der Empfindung, sondern ruft im Gegenteil — und zwar in einem um so höheren Grade, je stärker der Reiz wird — eine baldige Ermüdung und Erschöpfung des peripheren Sinnesorganes hervor.

Zwischen dem so definierten Minimum und Maximum rufen die Variationen der Reizstärke Variationen in der Intensität der Empfindung hervor. Wir haben nun zu erörtern, inwiefern in quantitativer Hinsicht irgendwelche gesetzmäßigen Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung aufgestellt werden können.

§ 1. Die Reizschwelle bei verschiedenen Sinnesorganen.

In erster Linie werde ich einige Angaben über die Reizschwelle bei den wichtigsten Sinnesempfindungen zusammenstellen[1]).

a. Druckempfindungen.

Es ist von vornherein klar, daß der Schwellenwert des Reizes sowohl von der Größe der Belastung als von der Größe der getroffenen Fläche, von der gewählten Hautstelle und von der Geschwindigkeit, mit welcher die Belastung stattfindet, abhängig ist. v. Frey hat eine Methode ersonnen, welche es erlaubt, diese Variabeln nach Belieben zu verändern, und ist dabei zu den folgenden Ergebnissen gelangt. Als Belastungsschwelle bezeichnen wir dasjenige Gewicht, welches unter den gegebenen Umständen gerade noch eine Druckempfindung hervorzurufen vermag.

Die Steilheit der Belastung, d. h. die Geschwindigkeit, mit welcher die Druckzunahme erfolgt, übt bei geringen Werten derselben einen sehr deutlichen Einfluß aus. Bei einer Belastungszunahme von 0.75 g in 1 Sekunde betrug die Belastungsschwelle für eine Oberfläche von 21.2 qmm (Daumenballen) 2.5 g, um bei einer Belastungsgeschwindigkeit von 4.4 g in 1 Sekunde auf 0.33 g, und bei einer von mehr als 5 g in 1 Sekunde auf 0,25 g herabzusinken. Belastungsgeschwindigkeiten, welche den letzteren Wert übersteigen, gewinnen nur wenig an Wirksamkeit, so daß es keinen deutlichen Unterschied macht, ob die Geschwindigkeit 5 oder 6 g in der Sekunde beträgt.

Wenn bei konstanter Belastungsgeschwindigkeit die Größe der gereizten Hautstelle verändert wird, so bedarf es zur Auslösung einer Empfindung für die große Fläche eines größeren Gewichtes, und zwar wachsen bei großer Belastungsgeschwindigkeit die Schwellenwerte annähernd proportional den Flächen.

Auf die Flächeneinheit bezogen ist also hier, innerhalb gewisser Grenzen wenigstens, die Belastungsschwelle von der Größe der gereizten Fläche unabhängig.

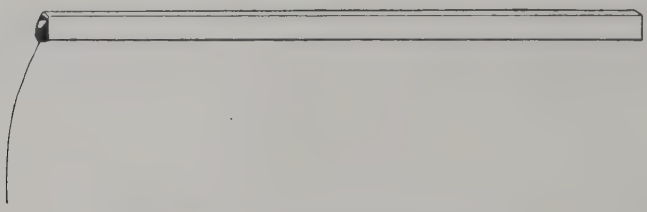
Indessen können auch innerhalb eines im anatomischen Sinne einheitlichen Hautgebietes die Schwellenwerte sehr beträchtliche Schwankungen aufweisen, und zwar nehmen diese mit Verkleinerung der Fläche zu; so betrug die Druckschwelle pro Quadratmillimeter am Handgelenk, Volarseite, bei einer belasteten Fläche von 21.2 qmm und einer Belastungsgeschwindigkeit von 1.7 g in 1 Sekunde >0.236 bis 0.055 g, bei einer belasteten Fläche von 3.5 qmm und einer Belastungsgeschwindigkeit von 3 g in 1 Sekunde 0.640—0.028 g. Diese Schwankungen sind aller Wahrscheinlichkeit nach durch die Dichte und Empfindlichkeit der in der Haut befindlichen spezifischen Endorgane der Drucknerven, der sogen. Druckpunkte (vgl. näher S. 97) bedingt.

Um die Druckempfindlichkeit der Haut näher zu untersuchen, hat v. Frey, wie vor ihm Blix und Goldscheider, Versuche mit isolierter Reizung einzelner Druckpunkte ausgeführt. Zu diesem Zwecke benutzt v. Frey kurze Stücke von Haaren, mit Kitt an das Ende eines Holzstäbchens geklebt, welches als Handhabe dient (Fig. 43). Wenn das Haar senkrecht an die Haut angedrückt wird, übt es natürlich auf die Haut einen gewissen Druck aus, dessen Größe von der Dicke und Beschaffenheit des Haares abhängig ist und dadurch gemessen werden kann, daß man an einer Wage bestimmt, welches Gewicht beim Druck auf die eine Wagschale mit dem Reizhaare von diesem noch gehoben werden kann. Zu demselben Zwecke benutzt Thunberg feine Glasfäden.

[1]) Die Reizschwellen der Geruchs- und Geschmacksempfindungen werden im Zusammenhange mit der Darstellung dieser Empfindungen besprochen werden.

Die Schwellenwerte bei dieser Form von Reizung sind sehr hoch. Für die Fingerspitze betrug die Schwelle 3 g pro 1 qmm.

Hier begegnet uns noch folgende Erscheinung: wenn man Reizhaare von verschiedenem Querschnitt, aber gleichem Druckwert pro Einheit benutzt, ist das Haar größerer Fläche wirksamer. v. Frey erklärt diese Erscheinung in folgender Weise. Angenommen es befinde sich ein für Deformation empfindliches Endorgan in geringer Tiefe unter der Oberfläche, so wird, solange dieser Abstand gegenüber dem Durchmesser der deformierenden Fläche zu vernachlässigen ist, das Organ von einem dem oberflächlichen merklich gleichen Druck getroffen. Nimmt aber der Durchmesser der deformierenden Fläche Werte an von derselben Größenordnung, wie die Entfernung des Organs von der Oberfläche, so wird in dessen Niveau nicht mehr der oberflächliche, sondern ein geringerer Druck herrschen. Von einer gewissen Grenze an wird also kein Vergleich zwischen der Reizschwelle bei Flächenreizung und bei punktförmiger Reizung erlaubt sein. Dementsprechend hat v. Frey bei Versuchen an einzelnen unbehaarten Druckpunkten der Volarfläche des Handgelenkes bei Reizflächen von bzw. 1.77, 0.95, **0.48,** 0.05, 0.033, 0.02, 0.01, 0.005 und 0.001 qmm folgende mittlere Zahlen (in Atmosphären) für den Schwellendruck gefunden: 0.008, 0.005, **0.004,** 0.25, 0.31, 0.40, 0.56, 0.80, 1.78. Die drei ersten Zahlen beziehen sich auf Flächenreizung, die letzteren auf punktförmige Reizung.



Figur 43. Reizhaar, nach v. Frey.

Um die Reizschwelle verschiedener Stellen der Haut miteinander vergleichen zu können, hat v. Frey nach einer bei punktförmiger Reizung geltenden Beziehung zwischen Kraft und Querschnitt gesucht und dabei gefunden, daß eine physiologische Gleichwertigkeit zu erreichen ist, wenn die Kraft der Reizhaare nicht der Fläche, sondern dem Radius proportional gemacht wurde. Nach dieser Berechnungsweise fand Kiesow bei Versuchen an den verschiedensten Regionen der Haut als Grenzwerte der mittleren Schwelle 0.57 (Glabella) bzw. 4.3 g (Rücken, Mittellinie) pro 1 mm. Diese Differenzen dürften wesentlich von der Verschiedenheit in der Dicke der Epidermis verursacht sein, wie zum Teil auch daraus folgt, daß die Zungenspitze und der rote Lippenrand 10 bzw. 8mal empfindlicher als die empfindlichste Stelle der Haut sind. Übrigens kommen auch innerhalb einer und derselben Region nicht unbedeutende Differenzen der Schwellenwerte vor.

Die Druckpunkte sind in der Mehrzahl der Fälle zu den Haaren angeordnet und können auch durch Bewegung der Haare gereizt werden. Bei einer solchen Reizung zeigen sich die Druckpunkte viel empfindlicher als bei sonstiger Reizung. Der Schwellenwert des Reizes kann bestimmt werden durch die Belastung, welche an dem Haarschaft senkrecht zu dessen Richtung angreifend zur Erregung genügt. An einem 8 mm langen Haar über dem Metacarpus indicis fand v. Frey, daß eine Belastung von 0.0004 g meistens bemerkt wurde, wenn es auf die Spitze des Haares gesetzt wurde.

b. Bewegungsempfindungen.

Die Reizschwelle bei diesen mißt Goldschneider nach dem Winkel, um welchen die in einem Gelenk zusammenstoßenden Knochen bewegt werden müssen, damit die Lageveränderung, ohne Beihilfe des Gesichtes, wahrgenommen wird. Dieser Winkel beträgt bei den Hand-, Schulter-, Zwischenhand- und Ellbogengelenken etwa 0.22 bis 0.60°, bei den Hüft-, Knie-, Finger- und Fußgelenken 0.50—1.30°.

c. Gehörempfindungen.

Nach Versuchen im Freien, abends, mit einer kleinen Pfeife von Edelmann berechnen Quix und Minkema die Reizschwelle für den Ton c^{IV} (2048 Schwingungen) per Trommelfellfläche (0.33 qcm) und der zur Auslösung einer Empfindung nötigen Zahl Schwingungen (vgl. Kap. XX) zu 0.4×10^{-8} Erg. Hierbei ist indessen der Nutzeffekt der Pfeife nicht berücksichtigt worden. Da dieser aber nur etwa 0.004 beträgt, ist die absolute Schwelle für den betreffenden Ton 0.0016×10^{-8} Erg.

Im großen und ganzen ist die Reizschwelle für die Töne zwischen g^I bis g^V etwa derselben Ordnung, für tiefere wie für höhere Töne ist die Schwelle nicht unwesentlich höher, z. B. für c (128 Schwingungen) 63×10^{-8} Erg, für C (64 Schwingungen) 412×10^{-8} Erg.

Nach Wien liegt indessen die Schwelle beträchtlich niedriger, auch sind die Differenzen für die verschiedenen Töne bedeutend größer, indem die in derselben Weise wie oben berechnete Schwellenenergie für den Ton von 100 Schwingungen 0.7×10^{-8} Erg und für den Ton von 800 Schwingungen 0.0000007×10^{-8} Erg beträgt.

Auch für Geräusche liegt die Reizschwelle sehr tief. Um Versuche in dieser Richtung auszuführen, läßt man ein Gewicht von verschiedener Höhe auf eine Unterlage fallen und bestimmt die Entfernung, in welcher das dabei entstandene Geräusch noch gehört wird. In dieser Weise fand Zoth, daß der Fall eines 0.1262 g schweren Stahlkügelchens aus 0.3 mm Höhe in einer Entfernung von 1 m noch gehört werden kann. Die hierbei entwickelte Energie beträgt etwa 4 Erg. Da indessen der wirklich auf Schallbildung entfallende Energieanteil nur etwa 1 Proz. beträgt, würde der Schwellenwert gleich 0.04 Erg in 1 m Entfernung sein. Auf die Trommelfellfläche bezogen, würde dies etwa 1.0×10^{-7} betragen.

d. Gesichtsempfindungen.

Wenn man sich in ein völlig dunkeles Zimmer einschließt und dort genügend lange bleibt, um die Augen für das Dunkel zu adaptieren (vgl. Kap. XXI), so fallen die Gesichtsempfindungen doch nicht vollständig aus, denn durch Schwankungen der Blutzufuhr und andere im Auge stattfindende Vorgänge wird die Netzhaut immer in einem gewissen, wenn auch geringen Grade gereizt, und dadurch werden selbst im tiefsten Dunkel Lichtempfindungen ausgelöst, welche als Lichtnebel oder Lichtfunken charakterisiert werden. Als Reizschwelle der Gesichtsempfindungen muß daher diejenige objektive Lichtstärke bezeichnet werden, welche bei dunkel adaptiertem Auge im Vergleich mit dem subjektiven Lichtnebel noch empfunden wird. Aubert bestimmte diese Lichtstärke dadurch, daß er mittels eines elektrischen Stromes einen dünnen Platindraht zu schwachem Glühen brachte. Sobald er imstande war, ihn zu unterscheiden, verlängerte er den Draht immer um je 1 mm. Um seine Befunde auf bekanntere Objekte reduzieren zu können, ließ er Tageslicht durch eine sehr gleichmäßige, mattgeschliffene Glasplatte in sehr geringer Menge in das dunkele Zimmer hineinfallen und beobachtete, der Diaphragmaöffnung den Rücken kehrend, einen kleinen Streifen

gewöhnlichen weißen Papiers von 0.5 mm Breite, welcher von der Lichtöffnung 5.5 m entfernt war, in gewöhnlicher Sehweite. Nach 30 Minuten hatte die Empfindlichkeit um das 36fache zugenommen, und die zum Hervorrufen einer eben merklichen Lichtempfindung notwendige Lichtstärke betrug dann, nach Auberts Berechnung, etwa $^1/_{300}$ der Lichtstärke eines weißen Papiers, welches von dem Licht des Vollmondes beleuchtet ist.

Diese Reizschwelle bezieht sich auf das Sehen mit der Zentralgrube der Netzhaut; bei den peripheren Teilen liegt sie viel niedriger, weshalb schwache Lichter die bei direkter Fixation verschwinden, im indirekten Sehen noch erkannt werden.

Nach Messungen von v. Kries wie von Grijns und Noyons ist bei völliger Dunkeladaptation die zur Auslösung einer Erregung notwendige minimale Energiemenge, bezogen auf die Pupillaröffnung, in absolutem Maße etwa 2.6 bis 0.4×10^{-10} Erg. Dabei ist indessen zu bemerken, daß nur ein kleiner Teil dieser Energiemenge in Nervenerregung umgewandelt wird.

Endlich ist die Reizschwelle bei verschieden farbigem Lichte sehr verschieden sowie auch von der Größe der beleuchteten Oberfläche abhängig, und zwar wird sie von einer gewissen Grenze (ein Objekt von 2 mm Durchmesser in 20 cm Entfernung, Charpentier) an höher, je kleiner diese ist.

§ 2. Das Webersche Gesetz.

Wenn es gilt, die quantitativen Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung festzustellen, stoßen wir auf eine eigentümliche Schwierigkeit. Wir können betreffend alle Modalitäten von Sinnesempfindungen sagen, daß eine gewisse Empfindung stärker oder schwächer sei als eine andere Empfindung desselben Sinnes; wie viel stärker oder schwächer sie aber ist, darüber können wir nichts aussagen, denn jede Empfindung bildet ein Ganzes für sich und kann nicht als Summe von mehreren einzelnen Empfindungen dargestellt werden. Wenn z. B. eine weiße Fläche von 1 Kerze oder von n Kerzen beleuchtet ist, so können wir allerdings sagen, daß die Empfindung im zweiten Falle stärker ist als im ersten Falle; um wieviel die stärkere Empfindung stärker ist als die schwächere, läßt sich aber nicht entscheiden.

Das Verhältnis zwischen Reizstärke und Intensität der Empfindung läßt sich also nicht dadurch bestimmen, daß man einige beliebige Reize und die von diesen hervorgerufenen Empfindungen einfach einander gegenüberstellt. Dagegen kann man zu einem gewissen Grade wenigstens dem hier aufgestellten Problem näher treten, wenn man untersucht, wieviel sich ein gegebener Reiz verändern muß, damit eine deutliche Veränderung in der Intensität der Empfindung bemerkbar wird. E. H. Weber, der die ersten hierhergehörigen Beobachtungen machte (1831), stellte auf Grund derselben folgendes Gesetz auf, welches später nach seinem Urheber das Webersche Gesetz genannt worden ist: der Zuwachs des Reizes, welcher eine eben merkliche Änderung der Empfindung hervorbringen soll, muß zu der Reizgröße, zu welcher er hinzukommt, immer in demselben Verhältnis stehen.

Hat man also dem Gewichte 1 eine Gewicht $^1/_{20}$ zuzulegen, damit man bei subjektiver Schätzung die zweite Belastung eben merkbar stärker als die erste finden soll, so muß nach dem Weberschen Gesetz bei einer Initialbelastung von 10 das hinzuzulegende Gewicht $= {}^{10}/_{20}$ sein, damit der Unterschied zwischen beiden hervortrete.

§ 3. Die Prüfung des Weberschen Gesetzes.

a. Methodisches.

Da es hier nicht möglich ist, die Art und Weise zu besprechen, wie die Intensität des Reizes bei den verschiedenen Sinnesorganen abgestuft wird, müssen wir uns darauf beschränken, die allgemeinen Methoden zu berücksichtigen, welche bei der Anstellung solcher Versuche und bei der rechnerischen Durcharbeitung der experimentellen Beobachtungen benutzt worden sind.

Diese Methoden sind nach der Zusammenstellung von Wundt folgende: 1. Die Methode der Minimaländerungen oder der eben merklichen Unterschiede (E. H. Weber). Bei derselben bestimmt man, wieviel die Reizstärke verändert werden muß, damit eine eben bemerkbare Änderung der Empfindungsintensität auftrete; diese gerade bemerkbare Veränderung der Reizstärke wird als Unterschiedsschwelle bezeichnet. Wenn der ursprüngliche Reiz R ist und der Zuwachs, der einen eben merklichen Unterschied der Empfindung hervorruft, $\triangle R$ ist, so muß also, wenn das Webersche Gesetz gültig ist, für jede Reizstärke zwischen Minimum und Maximum der Empfindung das Verhältnis $\triangle R/R$ ein konstantes sein.

2. Die Methode der mittleren Abstufungen (Plateau). Es sind zwei Reize verschiedener Intensität, R_1 und R_3, gegeben; es gilt, einen dritten Reiz, R_2, so abzustufen, daß derselbe in unserer Empfindung genau in der Mitte zwischen R_1 und R_3 liegt. Das Webersche Gesetz ist richtig, wenn für alle Intervalle der Reizskala $(R_2 - R_1) / R_1 = (R_3 - R_2) / R_2$ konstant ist.

3. Die Methode der mittleren Fehler (Fechner und Volkmann). Es gilt einen Reiz R so abzustufen, daß er einem gegebenen Reiz gleich ist. Eine absolute Gleichheit ist natürlich nicht zu erzielen, sondern es schleicht sich immer ein Fehler F dabei ein. Das Webersche Gesetz fordert nun, daß für alle Reize zwischen Maximum und Minimum das Verhältnis F/R konstant sein soll.

4. Die Methode der richtigen und falschen Fälle (Vierordt). Läßt man zwei sehr wenig verschiedene Reize R_1 und R_2 in oft wiederholten Versuchen auf ein Sinnesorgan einwirken, so wird bald $R_1 > R_2$, bald $R_1 < R_2$, bald $R_1 = R_2$ erscheinen. Solche Schätzungen, bei denen der Reizunterschied richtig aufgefaßt wird, heißen richtige Fälle (r); solche, in denen die Schätzung falsch ist, falsche Fälle (f), und solche, wo die beiden Reize gleich erscheinen, Gleichheitsfälle (g). Das Verhältnis der richtigen Fälle zur Gesamtzahl (n) der Fälle r/n muß, damit das Webersche Gesetz richtig sei, bei jeder Reizstärke dasselbe sein, wenn die Differenz zwischen R_1 und R_2 proportional der Reizstärke verändert wird.

Es ist hier nicht der Ort, die Begründung dieser Methoden näher zu erörtern, noch die bei ihrer Anwendung einzuhaltenden Vorsichtsmaßregeln darzulegen.

b. Druck- und Bewegungsempfindungen.

Bei gleichzeitiger Belastung der beiden Hände fand E. H Weber, daß die Unterschiedsschwelle etwa $^1/_3$ des Reizes betrug. Wenn aber dieselbe Hand sukzessive mit dem Gewicht belastet wurde, betrug die Unterschiedsschwelle $^1/_{14}$—$^1/_{30}$. Durch gleich-

zeitige Bewegung, wobei das Schätzen der Belastung durch den Bewegungssinn wesentlich unterstützt wurde, erniedrigte sich die Unterschiedsschwelle bei gleichzeitiger Prüfung mit den beiden Händen auf $^1/_{15}$—$^1/_{20}$, und bei sukzessiver Prüfung mit derselben Hand auf etwa $^1/_{40}$.

Umfangreichere Versuche über diesen Gegenstand wurden dann von Fechner und später unter Berücksichtigung aller Vorsichtsmaßregeln nach der Methode der Minimaländerungen von Merkel ausgeführt. Diese Versuche Merkels (ziemlich reine Druckreize) ergeben, daß für eine Belastung von 1—20 g die Unterschiedsschwelle stetig von 1/4.9 bis auf 1/13.5 herabsinkt, für eine Belastung von 50, 100, 200, 500 und 1000 g ist die Unterschiedsschwelle bzw. 1/17.9, 1/15.6, 1/18.5, 1/20, 1/17.5. Für 2000 und 4000 g beträgt die Unterschiedsschwelle 1/25 bzw. 1/40. Nach Stratton ist die Unterschiedsschwelle bei momentanen Druckreizen zwischen 75 und 200 g etwa $= {}^1/_{40}$, während sie bei kleineren Anfangsgewichten zunimmt. Wir können also sagen, daß für die Druckempfindungen das Webersche Gesetz bei einer Belastung zwischen 50 und 1000 g ziemlich zutreffend ist, daß aber die Abweichungen bei geringeren oder größeren Belastungen so groß sind, daß hier das Gesetz nicht mehr als gültig aufgefaßt werden kann.

Ebenso ist das Webersche Gesetz innerhalb gewisser Grenzen bei Reizung der Haut (wahrscheinlich der sensiblen Nervenstämmchen) durch intermittierende elektrische Ströme gültig; die Unterschiedsschwelle beträgt hier etwa $^1/_{12}$ (Leontowitsch).

Betreffend die Unterschiedsempfindlichkeit bei Bewegungen des Armes und des Unterkiefers fand Jacobj folgendes. Bei einer Anfangsbelastung, die zwischen 1000 und 9000 g um je ganze 1000 g zunahm, betrug die Unterschiedsschwelle für den Arm im Mittel 1/4.3, 1/7.1, 1/9, 1/11, 1/11.6, 1/12.0, 1/13.8, 1/18.0, 1/22.2, und für den Unterkiefer pro ein Ausgangsgewicht von 500, 1000, 2000, 3000 g im Mittel 1/6, 1/9.5, 1/12, 1/14. Hierbei wurde aber die Schwere der zu bewegenden Extremität noch nicht berücksichtigt. Unter Bezugnahme darauf und nach Einführung einer Konstante findet Jacobj, daß die Unterschiedsschwelle beim Arm zwischen 0 und 6000 g, sowie beim Unterkiefer zwischen 500 und 3000 g nur sehr wenig variiert und im Mittel für jenen 1/20.7 und für diesen 1/19.2 beträgt. Für die Bewegungsempfindungen ist also innerhalb weiter Grenzen das Webersche Gesetz gültig.

c. Gehörempfindungen.

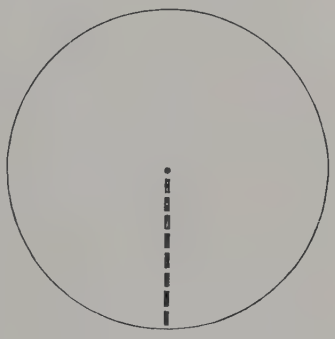
Unter Anwendung einer Versuchsanordnung, welche eine objektive Messung der Schallintensität gestattete, fand Wien, daß die Unterschiedsschwelle innerhalb sehr weiter Grenzen dem Weberschen Gesetz folgt. Für den Ton a^1 (440 Schwingungen) ist sie bei den geringen Intensitäten, welche etwa das Zehnfache des Schwellenwertes betragen, schon am bedeutendsten ($\triangle R/R = 0.108$); für Töne, deren Intensität fünfhundertmal größer ist, beträgt das betreffende Verhältnis 0.116, steigt bei noch weiter zunehmender Tonstärke nur langsam, so daß sie bei einer 5 bzw. 50 millionenmal größeren Intensität 0.161 bzw. 0.178 ist, um bei noch höherer Reizstärke in schnellerer Proportion zuzunehmen. — Für Töne verschiedener Höhe war die Unterschiedsschwelle eine ungleiche; setzt man ihren Wert für den Ton a^1 (440 Schwingungen) = 100 (bei mittleren Stärken), so beträgt sie für e^1 (337 Schwingungen) 134, für a (220 Schwingungen) 174.

Für Geräusche ist die Unterschiedsschwelle noch größer. Aus den sorgfältigen Versuchen von Merkel z. B. berechnet sich das Verhältnis $\triangle R/R$ etwa gleich $^1/_3$, d. h. die Unterschiedsschwelle ist hier etwa 333, wenn diejenige für a^1 (siehe oben) gleich 100 gesetzt wird. Auch bei Geräuschen wird das Webersche Gesetz in weitem Umfange bestätigt.

d. Gesichtsempfindungen.

Daß das Webersche Gesetz im großen und ganzen für die Gesichtsempfindungen gültig ist, folgt schon aus verschiedenen alltäglichen Erfahrungen. Wenn man z. B. eine und dieselbe Zeichnung mit Schattierungen bei verschiedener Beleuchtung betrachtet, so wird man finden, daß die feinsten Abstufungen der Helligkeit ungefähr mit gleicher Deutlichkeit hervortreten. Am besten kann man sich von dieser Tatsache überzeugen, wenn man die Zeichnung zuerst mit freiem Auge und dann durch verdunkelnde graue Gläser betrachtet. Da nun ein graues Glas die von den verschiedenen Partien der Zeichnung reflektierten Lichtstrahlen in derselben Proportion schwächt, so liegt schon hierin ein Beweis für die Richtigkeit des Weberschen Gesetzes. — Daß die Sterne beim Tageslicht nicht sichtbar sind, beruht auf derselben Eigentümlichkeit unseres Sehorgans: der Zuschuß an Lichtstärke, welche die Sterne bei Tageslicht der allgemeinen Beleuchtung des Himmels erteilen, ist im Verhältnis zu dieser so geringfügig, daß sie nicht bemerkt wird. — Auch die Einteilung der Sterne in verschiedene Klassen, welche nach ihrer apparenten Größe geschieht, gibt einen Beweis für dasselbe Gesetz ab, denn die photometrische Bestimmung zeigt, daß die scheinbaren Sterngrößen in arithmetischem Verhältnisse zunehmen, wenn ihre objektiven Helligkeiten in geometrischem wachsen.

Unter den Methoden, welche man zur näheren experimentellen Prüfung des betreffenden Gesetzes benutzt hat, sei hier nur Massons Scheibe erwähnt. Diese stellt eine kreisrunde Scheibe aus weißem Karton dar, an welcher man in der Richtung eines Halbmessers einen unterbrochenen Strich von konstanter Breite gezogen hat (Fig. 44). Wenn diese Scheibe in schnelle Rotation versetzt wird, so macht sich der Strich dadurch bemerkbar, daß an den Stellen, wo er sich befindet, graue Ringe erscheinen, welche sich von dem hellen Grund abheben (vgl. Kap. XXI). Die Helligkeit der grauen Ringe ist gleich der Helligkeit des Grundes, 1, minus den Betrag, welchen der schwarze Strich von einem ganzen Kreisbogen ausmacht, d. h. wenn die Breite des Striches d und die Entfernung desselben vom Zentrum der Scheibe r ist, $1-ds/2\pi r$, wo s die Helligkeit des verwendeten Schwarz bezeichnet, da ja auch das tiefste Schwarz das Licht in einem gewissen Grade zurückwirft.



Figur 44. Massons Scheibe.

Es ist selbstverständlich, daß der Unterschied zwischen der Helligkeit der Grundfläche und der der grauen Ringe um so geringer wird, je größer r ist, d. h. je weiter vom Zentrum der Scheibe sich die Ringe befinden. Wenn das Gesetz Webers richtig ist, so muß bei jeder Lichtstärke die Helligkeitsdifferenz zwischen Grundfläche und Ringen an einem und demselben Ring gerade unterscheidbar sein. Dies ist in der Tat bei Lichtstärken mittlerer Intensität der Fall. Bei diesen beträgt die Unterschiedsschwelle in Versuchen von Aubert, Kraepelin u. a. im allgemeinen etwa $^1/_{100}$—$^1/_{120}$. Bei schwachen Lichtstärken, besonders in der Nähe der Reizschwelle, ist die Unterschiedsschwelle größer. Es muß ferner bemerkt werden, daß auch geringere Werte als die hier angegebenen (bis zu $^1/_{250}$) für die Unterschiedsschwelle beobachtet worden sind.

e. Geschmacksempfindungen.

Auch für die Geschmacksempfindungen ist das Webersche Gesetz innerhalb gewisser Grenzen richtig (Camerer, Lemberg). Die Unterschiedsschwelle beträgt bei Rohrzuckerlösungen etwa $^1/_{6\cdot7}$, bei Lösungen von Krystallose etwa $^1/_{10}$.

Die vorliegenden Beobachtungen lehren uns also, daß das Webersche Gesetz für alle Sinne innerhalb ziemlich weiter Grenzen gültig ist, daß bei zu hoher oder zu niedriger Stärke des Reizes dagegen überall größere oder geringere Abweichungen stattfinden. Da aber gerade die Reize mittlerer Intensität am häufigsten vorkommen, können wir sagen, daß die im alltäglichen Leben stattfindenden Schätzungen von Intensitätsdifferenzen im allgemeinen nach dem Weberschen Gesetz erfolgen, was insofern von Bedeutung ist, als wir dadurch bei verschiedener Reizstärke die Intensitätsveränderungen immer nach dem gleichen Maßstab beurteilen.

Bei der theoretischen Deutung des Weberschen Gesetzes dürfen wir nicht vergessen, daß die durch einen äußeren Reiz ausgelöste bewußte Empfindung erst dann zustande kommt, wenn sich die Erregung vom primär gereizten Sinnesorgan bis zur Hirnrinde fortgepflanzt hat. Es kann nun der Fall sein, daß, bei den rein physiologischen Vorgängen im peripheren Sinnesorgan, in den Nerven und im zentralen Nervensystem, die gleiche absolute Zunahme des Reizes eine gleiche absolute Zunahme der Erregung hervorruft: in diesem Falle würde das im Weberschen Gesetz ausgedrückte Verhalten davon abhängig sein, daß diese Proportionalität bei der Auslösung der Empfindung nicht mehr stattfände. Es läßt sich aber auch denken, daß das periphere Sinnesorgan usw. an und für sich bei Intensitätsvariationen in einer dem Weberschen Gesetz entsprechenden Weise reagiert; das betreffende Gesetz würde dann den Ausdruck rein physiologischer Vorgänge darstellen. Letzteres dürfte in der Tat zutreffen, denn man hat bei zahlreichen rein physiologischen Vorgängen etwa dieselbe Abhängigkeit der Erregung von der Reizstärke beobachtet.

§ 4. Das psychophysische Gesetz.

Fechner suchte aus dem Weberschen Gesetz noch ein allgemeineres Gesetz über das quantitative Verhältnis zwischen Reiz und Empfindung herzuleiten — das psychophysische Gesetz. Das Webersche Gesetz sagt, daß das Verhältnis zwischen dem ebenmerklichen Reizzuwachs und dem ursprünglichen Reiz für alle Reizintensitäten konstant ist, d. h., wenn C eine Konstante ist, $k = C \cdot \triangle R / R$, wo k den von dem Reizzuwachs hervorgerufenen ebenmerklichen Zuwachs der Empfindung bedeutet. Wenn jene Beziehung auch für unendlich kleine Merklichkeitsgrade der Empfindung (dE) und für unendlich kleine Reizunterschiede gültig ist, so verwandelt sich die Formel in die Differentialgleichung

$$dE = C \frac{dR}{R}.$$

Durch Integration dieser Gleichung erhält man

$$E = C \text{ log. nat. } R + A, \qquad 1)$$

wo E die Empfindung und A eine Integrationskonstante bezeichnet. Bei dem Schwellenwert des Reizes, a, ist $E = 0$, und also

$$A = - C \text{ log. nat. } a.$$

Wird dieser Wert in die Gleichung (1) eingesetzt, so erhält man

$$E = C \text{ (log. nat. } R - \text{ log. nat. } a)$$

oder wenn $a = 1$

$$E = C \text{ log. nat. } R. \qquad 2)$$

Diese Formel sagt also, daß die Empfindung proportional dem natürlichen Logarithmus des Reizes sei.

Man hat über die Gültigkeit dieser Formel und die Realität des in derselben enthaltenen Verhältnisses vielfach gestritten. Daß dieselbe nur innerhalb gewisser Grenzen gültig sein kann, folgt schon daraus, daß das Webersche Gesetz nicht für jede Reizstärke zutrifft. Aber auch dann, wenn wir diese Beschränkung berücksichtigen, bleiben gegen die Formel sehr schwere Bedenklichkeiten bestehen, unter welchen die die wichtigste ist, daß die hier gemachte Integration auf einer nicht bewiesenen und nicht zu beweisenden Voraussetzung basiert, nämlich der, daß für alle Reizstärken, bei welchen das Webersche Gesetz richtig ist, die ebenmerkbare Zunahme der Empfindung gleichgroß ist, daß z. B. die bei Zusatz von 6 g zu 100 g hervorgerufene Empfindungszunahme mit derjenigen gleichgroß ist, welche bei Zulage von 60 g zu 1000 g Anfangsbelastung erscheint. Dies kann nicht bewiesen werden und wird von vielen Autoren geradezu bestritten, indem sie hervorheben, daß eine gerade merkbare Zunahme der Empfindung bei einem großen Anfangsreiz größer als bei einem kleinen erscheint.

Unter solchen Umständen dürfte eine nähere Erörterung des psychophysischen Gesetzes und der damit zusammenhängenden, hochinteressanten Fragen hier nicht angezeigt sein.

SIEBZEHNTES KAPITEL.

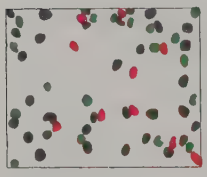
Die sensorischen Funktionen der Haut.

Die Haut hat, außer ihrer Aufgabe, dem Körper als äußere Hülle zu dienen, und außer ihren Leistungen im Dienste der Wärmeregulierung, noch sehr gewichtige sensorische Funktionen, deren näherer Mechanismus, obwohl durch die Arbeiten der letzten Jahrzehnte vielfach aufgeklärt, vorläufig noch sehr rätselhaft erscheint. Wir wollen diese Funktionen in drei verschiedene Gruppen teilen, nämlich 1. die Temperaturempfindungen, 2. die Druck- und Berührungsempfindungen, und 3. die Schmerzempfindungen.

§ 1. Die Temperaturempfindungen.

Die Temperaturempfindungen sind zweierlei Art, Kälte- und Wärmeempfindungen, und stehen wahrscheinlich in einem gewissen Zusammenhang mit der Wärmeregulierung unseres Körpers. Diejenigen Nerven, durch welche sie ausgelöst werden, können reflektorische Vorgänge hervorrufen, welche sich als Variationen in der Intensität des Verbrennungsprozesses, in der Blutverteilung und in der Tätigkeit der Schweißdrüsen kundgeben. Die bewußten Temperaturempfindungen sind insoweit von Nutzen, als sie uns Winke darüber geben, wie die Dicke unserer Bekleidung oder die Temperatur unserer Wohnungsräume in dieser oder jener Richtung verändert werden muß, obgleich zugestanden werden muß, daß diese Nachrichten uns nicht selten irre leiten.

Wie Blix und unabhängig von ihm Goldscheider (1883, 1884) nachwiesen, werden die konträren Empfindungen der Wärme und Kälte nicht von jeder Hautstelle hervorgerufen, denn die Nerven, welche die Wärmeempfindungen vermitteln, haben ihre Endapparate an anderen Hautstellen als diejenigen, deren Erregung die Kälteempfindungen auslöst.



Figur 45. Die Anordnung der Kalt- (grün), Warm- (rot) und Druckpunkte (schwarz) an einer kleinen Partie der Dorsalseite der linken Handwurzel, nach Blix.

Dieser Satz wird durch folgende Erfahrungen bewiesen. Durch eine zu einer feinen Spitze ausgezogene metallene Röhre kann je nach Belieben warmes oder kaltes Wasser geleitet werden. Tastet man nun mit dieser Spitze eine umschriebene Hautstelle vorsichtig ab, ohne einen Druck auf die Haut auszuüben, so bemerkt man bei Anwendung kalten Wassers, daß die Spitze nur an gewissen Stellen kalt empfunden wird, während sie an anderen Stellen gar keine Temperaturempfindung bewirkt. Die betreffenden Stellen, welche Kaltpunkte heißen, werden mit irgendeiner Farbe auf der Haut markiert. Nun wird der Versuch mit warmem Wasser wiederholt: auch hierbei findet man, daß Wärmeempfindungen nur von gewissen Stellen (Warmpunkten) aus erhalten werden können und daß die zwischenliegenden Stellen keine Wärmeempfindung hervorrufen. Die Warmpunkte werden mit einer anderen Farbe als die Kaltpunkte markiert.

Hierbei zeigt es sich nun, daß die Kalt- und die Warmpunkte nicht zusammenfallen, obgleich zugegeben werden muß, daß eine völlig exakte Bestimmung ihrer Lage wegen der Wärmeleitung in der Haut sehr schwierig, wenn überhaupt möglich ist (vgl. Fig. 45).

Nicht allein durch die adäquate Reizung, sondern auch durch mechanische, elektrische und chemische Reizung hat man das Vorhandensein der verschiedenen Temperaturpunkte bestätigt.

Die Empfindung, welche durch die Reizung eines einzelnen Temperaturpunktes hervorgerufen wird, ist ihrem Charakter nach nicht „punktförmig“, sondern es findet eine Art von Irradiation des Gefühles statt, so daß die Empfindung extensiver als der Temperaturpunkt, also scheibenartig und zu gleicher Zeit sich in die dritte Dimension erstreckend erscheint. Schon

aus dieser Eigentümlichkeit der bei isolierter Reizung eines Temperaturpunktes hervorgerufenen Empfindung erklärt es sich, warum sich unsere Temperaturempfindungen, wie sie bei der Berührung mit einem kalten oder warmen Gegenstand erscheinen, vollständig kontinuierlich darstellen und keine Andeutung von der nur durch besondere Versuche nachzuweisenden punktförmigen Anordnung der Endapparate geben. Hierzu kommt aber noch unsere Neigung, alle Lücken in der räumlichen Anordnung unserer Sinnesempfindungen unreflektiert auszufüllen, wie dies aus der Tatsache des sogen. blinden Fleckes im Auge (vgl. Kap. XXI) sowie aus der Erfahrung von Trotter und Davies, daß ein 280 qcm großes empfindungsloses Feld an der inneren Seite des Beines bei körperlicher Ruhe gar nicht bemerkt wird, am besten hervorgeht.

Die Zahl der Kaltpunkte beträgt beim Erwachsenen pro 1 qcm Haut 6—23, die der Warmpunkte aber nur 0—3. Die gesamte Körperoberfläche würde demnach etwa 250000 Kaltpunkte und etwa 30000 Warmpunkte enthalten. Beim Kinde scheinen die Temperaturpunkte viel näher beieinander zu stehen, was uns schließen läßt, daß der ganze Bestand von solchen mit auf die Welt gebracht wird (Sommer).

Um eine ungefähre Vorstellung von der Topographie des Temperatursinnes zu erhalten, hat Goldscheider mit flächenförmiger Reizung (kalte oder warme Stäbe mit einem Durchmesser von 3—4 mm) verschiedene Hautstellen untersucht. Nach dieser Methode prüft man allerdings nicht die Anzahl der Temperaturpunkte, sondern lediglich die Empfindlichkeit des Temperatursinnes. Befinden sich auf der Applikationsfläche gar keine Temperaturpunkte, so ist auch die Empfindlichkeit gleich Null; befinden sich solche Punkte dort, so können sie mehr oder weniger zahlreich und mehr oder weniger erregbar sein; danach wird sich die Stärke der Temperaturempfindlichkeit bei Flächenapplikation verschieden gestalten. Dabei wird dann eine Fläche mit wenigen, aber intensiven Punkten ein stärkeres Gefühl geben als eine andere mit zahlreicheren, aber schwachen Punkten. Wir erhalten also ein Bild davon, in welcher Weise die verschiedenen Regionen der Haut durch die in ihr verteilten Punkte gegen die gewöhnlichen Kälte- und Wärmereize reagieren.

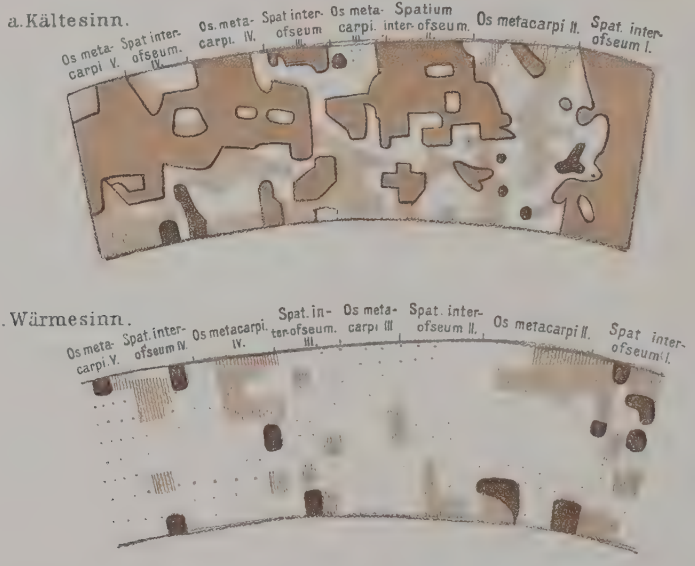
Als Beispiel von der topographischen Verteilung des Kälte- und des Wärmesinnes teile ich nach Goldscheider die Figur 46 hier mit. Sie bezieht sich auf die mittlere Region des Handrückens, und zwar bezeichnen die schwarzen Felder die Stellen, von welchen eine starke Temperaturempfindung ausgelöst wird, die schraffierten Felder beziehen sich auf eine mittelmäßige, die punktierten auf eine schwache Empfindung. Von den weißen Feldern wurde keine Wärme- bzw. Kälteempfindung erhalten.

Auch nach dieser Methode bestätigt sich die Tatsache, daß der Wärmesinn auf der Haut viel weniger kräftig repräsentiert ist als der Kältesinn; nur an wenigen Orten ist eine starke Wärmeempfindung ausgelöst worden, während die Orte starker Kälteempfindung sehr zahlreich sind. Dementsprechend sind die unempfindlichen Felder beim Wärmesinn beträchtlich größer als beim Kältesinn.

Goldscheider faßt seine zahlreichen, hierhergehörigen Erfahrungen in folgender Weise zusammen. Der Wärmesinn ist überall intensiv und extensiv geringer angelegt als der Kältesinn. Es gibt keine Region, wo der Wärmesinn stärker entwickelt wäre als der Kältesinn. Dies Verhalten gilt sowohl für bekleidete als für unbekleidete Hautteile. Je höher in einer Region die Wärmeempfindlichkeit entwickelt ist, desto höher ist auch die Kälteempfindlichkeit, und zwar in dem Sinne, daß letztere dabei

immer noch die erstere an Ausdehnung und Stärke übertrifft. Jedoch gilt dieser Satz nicht auch umgekehrt, denn es gibt Regionen, wo die Kälteempfindlichkeit eine ziemlich ausgebildete ist, während die Wärmeempfindlichkeit sehr schwach ist oder ganz fehlt.

Die Ursache der regionären Unterschiede der Temperaturempfindlichkeit findet Goldscheider in dem verschiedenen Nervenreichtum der betreffenden Orte, denn die räumliche Ausbreitung sowohl als die Abstufungen der Intensität der Temperaturempfindlichkeit innerhalb einer Körperregion stehen überall in direkter Abhängigkeit von der anatomischen Verbreitung der Hautnerven. Hierzu kommt natürlich noch die verschiedene Dicke derjenigen Epidermislage, welche die Endapparate der Temperaturnerven bedeckt.



Figur 46. Die topographische Verteilung des Kälte- und Wärmesinns auf die mittlere Region des Handrückens, nach Goldscheider.

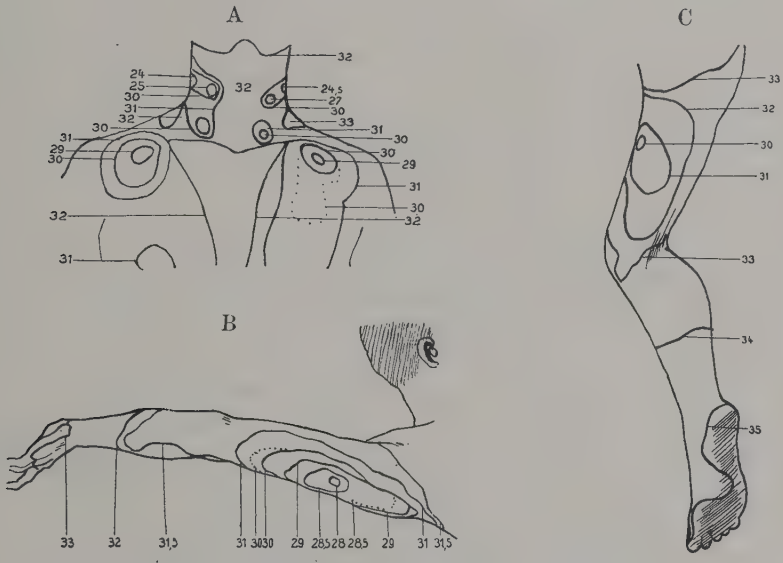
Bei den gewöhnlich bekleideten Körperteilen bewirkt, wie selbstverständlich, ein und derselbe Kältereiz eine stärkere Abkühlung in der Zeiteinheit und damit eine stärkere Reizung der Kältenerven als bei den unbekleideten. Das Verhältnis des Wärmesinnes zum Kältesinn ist demnach an den bekleideten Teilen ein etwas anderes als an den unbekleideten, denn angenommen, daß eine bekleidete und eine unbekleidete Hautstelle gleich viel Kälte- und Wärmenerven hätten, so würde die bekleidete bei gleicher Wärmeempfindlichkeit eine größere Kälteempfindlichkeit besitzen.

Wenn demnach der Gewöhnung der bekleideten Teile an eine höhere Hauttemperatur ein gewisser Einfluß beizumessen ist, so dürfte dieser jedoch, wie Goldscheider bemerkt, nicht so beträchtlich sein, wie es scheint, und keineswegs hängt die scheinbar viel erheblichere Kälteempfindlichkeit der bekleideten Teile lediglich von diesem Umstande ab. Von den Körperteilen, welche wir für gewöhnlich unbedeckt tragen, zeigt die Hand schon deshalb eine geringere Kälteempfindlichkeit, weil sie mehr Tastnerven enthält. Das Gesicht dagegen ist vielfach derartig kälteempfindlich, daß es den bedeckten Teilen nichts nachgibt. Auch hält die starke Kälteempfindlichkeit mancher bekleideter Teile bei Entblößung länger an, als dies bei einer direkten Abhängigkeit von der Eigen-

temperatur der Stelle der Fall sein dürfte. Endlich enthalten ja viele von den bedeckten Körperteilen eine außerordentlich große Menge von Kaltpunkten.

Die Schleimhäute besitzen in der Regel nur einen schwach ausgebildeten Temperatursinn oder ermangeln, wie dies bei der Hornhaut der Fall ist, eines solchen gänzlich. Besonders der Wärmesinn ist bei den Schleimhäuten schwach ausgebildet.

Um die Topographie des Wärmesinnes näher zu untersuchen, haben Elo und Nikula die Schwellenwerte bei Reizung der Haut mit einer Fläche von 0.5 qcm bei einer Außentemperatur von 22° C. bestimmt. Dabei variierte die Reizschwelle in den verschiedenen Teilen des Gesichtes zwischen 31—32 (kleine Felder vor der Ohrmuschel) und 37° C. (Nasenrücken und Nasenspitze); die Reizschwelle der behaarten Kopfhaut lag über 37° C. Am Halse fanden sich einige kleine Felder, die schon bei einer Temperatur von 24—27° C. Wärmeempfindungen auslösten; erst bei 32° C. erwies sich aber die ganze Haut an der Vorderfläche des Halses empfindlich für Wärme; die hintere Fläche und die Seitenflächen hatten eine Reizschwelle von 33° C. — Bei der oberen Ex-



Figur 47. Reizschwellen für Wärme, nach Elo und Nikula.
A, der Hals und die Brust; B, die obere Extremität; C, die untere Extremität.

tremität breiteten sich immer weniger empfindliche Zonen konzentrisch um ein einziges Zentrum am Oberarme aus. Die Reizschwelle war bei diesem Zentrum 28° C. und bei den am meisten peripheren Teilen (Finger, Vola manus) 34—36° C. Entsprechendes traf auch für die hintere Extremität zu: hier lag der empfindlichste Ort im oberen Drittel des Oberschenkels und hatte eine Reizschwelle von 30°; von da nahm die Reizschwelle an den peripheren Feldern ununterbrochen zu und war an der Fußsohle (der Ferse) 38° C. — Auf der Brust zeigten sich am unteren Rand des Schlüsselbeins zwei Felder, wo die Reizschwelle bei 29° C. lag. Der übrige Teil der Brust und des Bauches hatte Schwellenwerte zwischen 30 und 33; bei einem bandförmigen Bezirk oberhalb des Nabels trat eine Wärmeempfindung erst bei 34° C. auf. Schließlich lag die Reizschwelle bei verschiedenen Orten des Rückens zwischen 30 und 34° C. (vgl. Fig. 47).

Bei veränderter Außentemperatur und veränderter Adaptation verändert sich natürlich die absolute Höhe der Reizschwelle; die allgemeine Anordnung der betreffenden Bezirke bleibt aber dabei unverändert.

Das Vermögen, Temperaturdifferenzen wahrzunehmen, ist dementsprechend an verschiedenen Hautstellen ein verschiedenes. Als geringste noch wahrnehmbare Tem-

peraturdifferenz fand Nothnagel an der Streck- und Beugeseite des Ober- und Unterarmes 0.2, an der Wange 0.2—0.4, an der Schläfe 0.3—0.4, am Handrücken 0.3, in der Hohlhand 0.4—0.5, an verschiedenen Teilen des Rumpfes (Vorderseite) 0.4—0.6, am Rücken 0.9—1.2° C. usw. — Eine noch größere Empfindlichkeit beobachtete Fechner: die ebenmerklichen Temperaturunterschiede konnten mittels des benutzten Thermometers nicht mehr gemessen werden, obwohl derselbe sehr wohl gestattete, $^1/_{20}$° R. abzuschätzen.

Die meisten Autoren geben an, daß die feinste Unterschiedsempfindlichkeit bei Temperaturen zu finden ist, welche etwa der Hauttemperatur gleichkommen. Nach Dessoir urteilt man über Temperaturdifferenzen am gröbsten von — 3 bis + 14° C. und + 37 bis + 48° C., genauer schon bei Reizen zwischen + 15 und + 28 einerseits, + 33 und + 36 andererseits, am feinsten zwischen + 29 und + 32° C.

Wenn die Temperatur der umgebenden Luft einigermaßen unverändert bleibt, so haben wir im allgemeinen keine Temperaturempfindungen, obgleich die einzelnen Teile der Haut, je nachdem sie entblößt oder bedeckt sind, eine sehr verschiedene Temperatur besitzen. Wenn man von einem Zimmer, wo man also keine Temperaturempfindung hat, in ein kälteres (oder wärmeres) Zimmer geht, so empfindet man sogleich Kälte (bzw. Wärme). Ist aber die Differenz der Temperatur in den beiden Zimmern nicht sehr groß, so stellt sich binnen kurzem wieder ein Zustand ein, bei welchem jede Temperaturempfindung vermißt wird. Geht man endlich ins erste Zimmer zurück, so wird, je nachdem das zweite Zimmer kälter oder wärmer war, im ersten Augenblicke Wärme oder Kälte empfunden, bis die Temperaturempfindung wieder verschwindet.

Die Temperatur der umgebenden Luft kann also innerhalb gewisser Grenzen variieren, ohne daß wir dabei dauernd irgendwelche Temperaturempfindungen haben. Man könnte sich denken, daß diese Anpassungsfähigkeit davon bedingt sei, daß durch Variationen der Blutzufuhr zu der Haut die Endapparate der Temperaturnerven trotz den Schwankungen der äußeren Temperatur innerhalb gewisser Grenzen immer eine und dieselbe Temperatur hätten. Dies ist aber nicht der Fall, denn Thunberg hat nachgewiesen, daß die Anpassung auch bei künstlicher Blutleere zu beobachten ist.

E. H. Weber, dem wir die ersten eingehenderen Untersuchungen über die sensorischen Funktionen der Haut verdanken, stellte sich vor, daß die Wärmeempfindung bei Zunahme und die Kälteempfindung bei Abnahme der Temperatur der betreffenden Endorgane in der Haut hervorgerufen würde, daß also die Temperaturempfindungen nur durch Veränderungen der Hauttemperatur vermittelt würden, während ein Konstantbleiben der Hauttemperatur keine Temperaturempfindung hervorrufe. Nachdem das Vorhandensein besonderer Endapparate für Wärme- und für Kälteempfindungen entdeckt worden ist, ließe sich die Webersche Auffassung dahin formulieren, daß die Warmpunkte durch Zunahme, die Kaltpunkte durch Abnahme der Hauttemperatur erregt werden sollten.

Es gibt in der Tat eine Menge hierhergehöriger Erscheinungen, welche sich unter diesem Gesichtspunkte zusammenfassen lassen. Gleichgültig, in welcher Weise die Hauttemperatur gesteigert wird, durch Wärmezufuhr von außen oder durch vermehrte

Blutzufuhr (Röte) oder durch Herabsetzung des Wärmeverlustes, immer tritt eine Wärmeempfindung ein, und ganz analog kommt es zu einer Kälteempfindung, wenn die Hautwärme abnimmt, gleichviel ob dies durch Zunahme des Wärmeverlustes nach außen oder durch Abnahme der Blutzufuhr zu der Haut (Blässe) erfolgt. Auch die Tatsache, daß wir innerhalb gewisser Grenzen die Temperaturempfindung ganz vermissen, läßt sich nach dieser Theorie deuten: bei verschieden hoher Außentemperatur bildet sich ja allmählich ein Gleichgewichtszustand in bezug auf die Wärmeaufnahme und -abgabe der Haut aus. Die langdauernde Temperaturempfindung ist möglicherweise dadurch bedingt, daß sich die Temperatur der Haut nur langsam verändert.

Eine andere Hypothese der Temperaturempfindungen ist von Hering aufgestellt worden. Nach dieser ist die Eigentemperatur des thermischen Apparates für die Temperaturempfindung das Bestimmende. So oft derselbe an irgendeiner Hautstelle eine Temperatur hat, welche über seiner Nullpunktstemperatur, d. h. der Temperatur, bei welcher keine Temperaturempfindung erscheint, liegt, empfinden wir Wärme, im entgegengesetzten Falle aber Kälte. Die eine oder die andere Empfindung ist um so deutlicher oder stärker, je mehr die jeweilige Temperatur des thermischen Apparates von seiner Nullpunktstemperatur abweicht. Die Anpassung für verschiedene Temperaturen findet durch Verschiebung der Nullpunktstemperatur statt.

Es kann hier nicht auf eine nähere Besprechung dieser beiden Hypothesen eingegangen werden. Ich will nur eine Erscheinung erwähnen, welche allen beiden sehr große Schwierigkeiten bereitet. Wenn Kaltpunkte mit einem warmen Gegenstand in Berührung kommen, so sprechen sie an und zwar mit der ihnen eigentümlichen, scharf umschriebenen Kälteempfindung. Diese Erregung der Kaltpunkte durch die Wärme gelingt im allgemeinen erst bei Temperaturen von 45° C. an aufwärts (Lehman, v. Frey). Bei flächenförmiger Reizung liegt die Reizschwelle wesentlich niedriger, wie z. B. aus der Empfindung von Frost beim Besteigen eines gewöhnlichen warmen Bades hervorgeht.

Auf der anderen Seite kann man durch Reizung der Warmpunkte mit einem Gegenstand von niedrigerer Temperatur als die Haut eine Wärmeempfindung hervorrufen. An einem Orte, wo keine Kaltpunkte vorhanden waren und dessen Hauttemperatur 28.5° C. betrug, gab Wasser von 29.1° Wärmeempfindung, Wasser von 28.7° aber keine Wärmeempfindung; von 28.4° abwärts bis 27.0° traten wieder Wärmeempfindungen auf, die allmählich immer stärker wurden; wenn die Temperatur des Wassers noch weiter abnahm, wurden die Wärmeempfindungen wieder schwächer, zeigten sich aber, wenn auch nur sporadisch noch bei 22.5° C. (Rubin; vgl. S. 93).

Wenn die Kalt- und Warmpunkte durch einen Wärmereiz geeigneter Stärke gleichzeitig gereizt werden, entsteht nach Alrutz die Empfindung von Hitze, die sich von der Wärmeempfindung durch ihren mehr oder weniger unbehaglichen Gefühlston unterscheidet. Kühl ist wiederum nach Rubin aus ziemlich starken Kälteempfindungen und schwachen Wärmeempfindungen zusammengesetzt.

Die Endapparate der Temperaturnerven teilen mit anderen nervösen Apparaten die Eigentümlichkeit, daß sie in eine desto kräftigere Erregung gelangen, je schneller die Reizung erfolgt. Da die adäquate Reizung durch Wärmezufuhr oder Wärmeabgabe der Temperaturpunkte stattfindet, so können wir also sagen, daß die Reizung die wirksamere ist, bei welcher die Wärmezufuhr bzw. -abgabe rascher stattfindet.

Die Stärke der Empfindung ist von der Größe der gereizten Hautregion abhängig: wenn die ganze Hand in Wasser von 37° C. getaucht wird, fühlt

sich dieses Wasser wärmer an als Wasser von 40° C., wenn nur ein Finger hineingesteckt wird. Bei Reizung einzelner Kältepunkte des Daumenballens konnten nur Temperaturunterschiede von etwa 3° C. scharf unterschieden werden, während die Unterschiedsschwelle bei Reizung einer Fläche von 12 mm Durchmesser auf 0.4° C. herabsank (Siebrand).

Bei einer Temperaturreizung verschwindet die Empfindung nicht sogleich nach Ende der Reizung, sondern dauert eine längere oder kürzere Zeit. Durch diese Nachwirkung erklärt sich folgende, von E. H. Weber erwähnte paradoxe Tatsache: wenn man die Stirnhaut mit einem + 2° R. kalten Metallstück etwa 30 Sekunden lang in Berührung bringt und dasselbe dann entfernt, so fühlt man noch ungefähr 20 Sekunden lang die Kälte an jenem Teile der Haut.

Die Veränderung der Hauttemperatur setzt die Erregbarkeit der beiden Arten von Temperaturnervenendigungen herab. Wenn man die eine Hand in mäßig kaltes Wasser hält und die andere ruckweise eintaucht, so glaubt man in der letzteren Hand die Empfindung eines höheren Kältegrades zu haben. Kaltes Wasser wird von der erhitzten Haut weniger kalt als sonst empfunden.

Andererseits erscheint eine ursprünglich thermisch neutrale Hautstelle *A* kalt, wenn eine daran grenzende Stelle *B* erwärmt wird, und umgekehrt. Auch beim Temperatursinn kommt also der simultane Kontrast vor (v. Tschermak).

Bei gleichzeitiger Reizung einer und derselben Hautregion mit Kälte und Wärme erscheint die Empfindung von Kälte früher als die von Wärme. Dementsprechend ist bei Reizung der Kaltpunkte die Empfindung schärfer ausgeprägt und erreicht ihr Maximum schneller als die bei Reizung der Warmpunkte ausgelöste Empfindung. Dieser Unterschied findet sich nicht bei elektrischer Reizung der Temperaturpunkte vor. Aus diesen Tatsachen zieht v. Frey den Schluß, daß die Warmpunkte in den tieferen, die Kaltpunkte in den oberflächlicheren Schichten der Haut liegen. Infolgedessen müßte die Temperaturveränderung durch eine dickere Hautlage gehen, um die Endorgane der Wärmenerven zu treffen.

Wärmereize, welche in gleichen zeitlichen Abständen auf die Volarseite des Unterarmes einwirken, verursachen eine gleichmäßige Wärmeempfindung, wenn die Periodendauer 1.5 Sekunde (Dauer der Reizung 0.75, Pause 0.75) beträgt; für Kältereize ist die Periodendauer daselbst 0.53 Sekunde (Dauer der Reizung 0.26, Pause 0.26; Basler).

§ 2. Die Druck- und Berührungsempfindungen.

Durch die Haut werden eine große Menge teilweise sehr verschiedenartiger Druckempfindungen vermittelt, deren nähere Analyse noch lange nicht durchgeführt ist. Durch den Drucksinn unterscheiden wir nicht allein Druck und Berührung, sondern erhalten auch Kenntnis davon, ob die Oberfläche eines Gegenstandes glatt oder rauh ist, ob ein Objekt spitz oder stumpf ist, ob es hart oder weich, fest oder tropfbarflüssig ist usw. Hierher gehört ferner die Empfindung von Jucken, von Kitzeln und anderem dergleichen.

Es ist ganz sicher, daß diese verschiedenen Empfindungen nicht von den eigentlichen Drucknerven allein hervorgerufen werden, sondern hier spielen auch andere zentripetale Nerven eine wesentliche Rolle. Wenn wir z. B. ein Objekt als hart auffassen, so ist diese Empfindung nicht ausschließlich durch die von dem betreffenden Objekt auf die Drucknerven ausgeübte Wirkung bedingt, sondern es

kommt noch hinzu die Empfindung eines gewissen Widerstandes, welche von der Tätigkeit des sogen. Bewegungssinnes ausgelöst wird (vgl. Kap. XVIII).

Da indes die verschiedenartigen Druckempfindungen weder in physiologischer noch psychologischer Beziehung genügend aufgeklärt sind, werde ich die folgende Darstellung nur auf die Druckempfindungen in ihrer einfachsten Form beschränken.

Blix wies durch punktförmige mechanische Reizung der Haut (vgl. II, Fig. 45) zuerst nach, daß der Drucksinn ebensowenig wie der Temperatursinn durch die ganze Haut ununterbrochen vorkommt und daß die Endapparate der die Druckempfindung vermittelnden Nerven getrennt voneinander liegen und mit den Endapparaten der Temperaturnerven nicht zusammenfallen.

Die hierbei ausgelöste Druckempfindung stellt sich bei schwächster Berührung als ein zartes, dabei lebhaftes, häufig etwas kitzelndes Gefühl dar, ungefähr so, wie es entsteht, wenn man eines der Härchen auf der Haut bewegt. Bei einem etwas stärkeren Druck gewinnt die Empfindung indes eine ganz charakteristische Qualität, es ist als ob ein kleines, hartes Körnchen dort läge und in die Haut hineingedrückt würde, weshalb diese Empfindung von Goldscheider als „körniges" Gefühl bezeichnet wird.

Übrigens ist der Empfindungscharakter der einzelnen Druckpunkte verschieden, indem der Erregung gewisser Punkte eine klare, deutliche, scharf umrissene oder spitze Empfindung entspricht, während die Empfindung bei anderen undeutlich, flach oder stumpf ist (v. Frey).

Bei leichtem Streichen der Haut mit einer gewissen Geschwindigkeit bekommt die Empfindung eine besondere Qualität, die als Kitzel bezeichnet wird. Dieser läßt sich an der ganzen Körperoberfläche auslösen, an einigen Teilen leichter, an anderen schwieriger. Am Kleinfingerballen erscheint der Kitzel bei 0.2 g Belastung, erreicht sein Maximum bei etwa 2 g und tritt bei weiterer Zunahme des Druckes immer mehr zurück, so daß sich bei 10 g überhaupt kein Kitzel mehr wahrnehmen läßt. An der Fußsohle bleibt dagegen der Kitzel in manchen Fällen noch bei 200 g Belastung in voller Stärke bestehen, hört aber erst bei 600 g vollkommen auf. Es ist nicht unmöglich, daß der durch hohe Gewichte bedingte Kitzel in den tiefen Geweben zustande kommt, während der durch kleine Gewichte hervorgerufene in verhältnismäßig oberflächlichen Hautschichten ausgelöst wird (Basler).

Wenn die Reizung durch eine andere Person ausgeübt wird, treten bestimmte Reflexe, Erweiterung der Pupille, Abwehrbewegungen, Schreien und Lachen, auf; wenn sie etwas länger fortgesetzt wird, kann sich die Empfindung zu einem unerträglichen Zustande gestalten.

Auch durch Induktionsreize kann man die Druckpunkte aufsuchen. Bei monopolarer Reizung (vgl. II, S. 22) tritt an ihnen ein prickelndes Gefühl bei einer Stromstärke ein, welche zwischen ihnen keine Empfindung hervorruft.

v. Frey, der die elektrische Reizung der Druckpunkte eingehend studiert hat, bemerkt, daß Induktionsströme selbst bis zu 130 Unterbrechungen des primären Stromes in der Sekunde diskontinuierlich empfunden werden, sowie daß auch der konstante Strom eine diskontinuierliche Erregung veranlaßt. An gewissen Regionen der Haut (den Fingern, der Zungenspitze, dem roten Lippenrand) hat Sergi gefunden, daß die Schwingungen einer Stimmgabel selbst bei einer Frequenz von 500 bis 1000 pro Sekunde

nicht zu einem kontinuierlichen Eindruck zusammenschmelzen. Im Intervall von 420 bis 460 Schwingungen in der Sekunde können mit der Haut Differenzen in der Schwingungszahl von 36 bis 16 Schwingungen wahrgenommen werden (Dunlap).

Nach v. Vintschgau und Durig können zwei Öffnungsinduktionsschläge noch deutlich voneinander unterschieden werden, wenn sie in Intervallen von 0.022 Sekunde die Haut (an der Stirn und dem Vorderarm) treffen. Seinerseits findet Basler, daß bei mechanischen Doppelreizen das Intervall zwischen Anfang des ersten und Anfang des zweiten Reizes bei der Volarfläche der dritten Phalanx des Zeigefingers wenigstens 0.05 Sekunde betragen muß, damit die beiden Schläge als getrennt erkannt werden sollen.

Bei genügend starker mechanischer Reizung der Druckpunkte bleibt die Intensität der Empfindung nicht konstant, sondern ist mehr oder weniger deutlich oszillierend, wobei sie zu gleicher Zeit von dem anfänglichen Maximum ziemlich rasch absinkt. Bei gleichzeitiger Reizung einer größeren Zahl von Druckpunkten verwischt sich in der Regel der oszillatorische Charakter der Erregung (v. Frey).

Daß die Haut es vermag, auch bei Reizung zwischen den Druckpunkten eine scharf lokalisierte Druckempfindung zu vermitteln, scheint wesentlich davon bedingt zu sein, daß sich der betreffende Druck durch die stattfindende Deformation der Haut, wenn auch in verminderter Intensität, auf angrenzende Druckpunkte verbreitet.

Goldscheider stellte sich vor, daß die durch Reizung der Haut außerhalb der Druckpunkte auftretende Berührungsempfindung von besonderen Nerven, den Gefühlsnerven, ausgelöst werde. Diese Nerven würden die Haut allseitig, ohne bestimmt erkennbaren Typus der Verzweigung, durchziehen und jeden Punkt der Haut zu einem fühlenden machen, während die Drucknerven einer spezifischen Sinnestätigkeit dienen sollten. Mit dieser Auffassung ist eine in den letzten Jahren besonders von Head vertretene nahe verwandt. Auf Grund von Selbstbeobachtungen nach Durchschneidung des R. superficialis N. radialis und des N. cutanei antebrachii lat. folgert er nämlich, daß die eigentlichen Druckempfindungen von Nerven vermittelt werden, die mit den motorischen Nerven laufen, während die Berührungsempfindungen von den Hautnerven hervorgerufen werden. So blieb an der anästhetischen Hautstelle die Berührung mit Baumwolle, einer Nadelspitze usw. ganz unbemerkt, während alle Arten von Druck daselbst empfunden und ganz genau lokalisiert wurden. Auch Trotter und Davies, die ähnliche Versuche ausführten, trennen die Berührungs- und die reinen Druckempfindungen ganz bestimmt voneinander; indessen geben sie die Möglichkeit zu, daß letztere zum Teil auch von der Haut selbst ausgelöst werden können.

Soviel ich weiß, sind indessen diese neuen Erfahrungen nicht unter näherer Berücksichtigung der örtlichen Anordnung der entsprechenden Endapparate durchgearbeitet worden, und ich werde daher die in der oben angegebenen Weise ermittelten peripheren Endorgane der Druck- und Berührungsempfindungen fortfahrend als Druckpunkte bezeichnen.

Die Druckpunkte sind wesentlich nach den Haaren angeordnet. Jedes Haar hat einen Druckpunkt nahe seiner Austrittsstelle und in der Projektion des schiefstehenden Balges auf die Oberfläche (v. Frey). Man kann indes nicht sagen, daß die Zahl der Druckpunkte ganz genau mit der Zahl der Haare zusammenfällt. Erstens stehen die Haare häufig paarweise oder zu dritt und dann so eng beisammen, daß es nicht immer gelingt, das Vorhandensein gesonderter Druckpunkte nachzuweisen. Und zweitens finden sich innerhalb der behaarten Flächen verstreute Druckpunkte, denen kein Haar entspricht. Nach v. Frey kommen die haarlosen Druckpunkte nur vereinzelt vor, während Goldscheider den Raum zwischen den

Haaren mit Druckpunkten dicht erfüllt zeichnet, was ersterer für einen entschiedenen Irrtum erklärt (vgl. jedoch § 4 S. 107).

Die Zahl der Druckpunkte variiert an verschiedenen Hautstellen und beträgt z. B. an der Beugefläche des Handgelenkes durchschnittlich etwa 28, an der vorderen Fläche des Unterschenkels etwa 5 pro Quadratzentimeter (Kiesow). Nach einer Schätzung von v. Frey dürfte die Oberfläche des menschlichen Körpers mit Ausnahme des Kopfes etwa 500000 Druckpunkte enthalten.

Die Reizung der Druckpunkte scheint durch die von der Belastung bzw. dem Druck bedingte Deformation der Haut ausgelöst zu werden. Wenn ein Druck ganz gleichmäßig auf die Haut einwirkt, so ruft er keine Empfindung hervor, wie am besten aus der Tatsache hervorgeht, daß wir den Druck der Atmosphäre nicht fühlen. Auch folgender, zuerst von Meissner gemachter Versuch zeigt dasselbe. Taucht man die Hand in Wasser oder Quecksilber von der Temperatur der Haut, so entsteht in keinem Teil der untergetauchten Hautfläche eine Empfindung, solange Bewegung der Hand oder Berührung der Gefäßwände vermieden wird. Dagegen treten Empfindungen an der Grenzlinie zwischen Flüssigkeit und Luft auf.

Wenn eine Belastung eine längere Zeit auf der Haut ruht, wird sie als andauernde, obgleich an Stärke abnehmende erkannt, wenn sie nicht zu klein ist, in welchem Falle sie nur im Moment des Aufsetzens gefühlt wird. Die Entlastung wird natürlich nur dann erkannt, wenn die Belastung so groß ist, daß sie die ganze Zeit hindurch empfunden wird. Häufig überdauert die Empfindung den Reiz, wahrscheinlich infolge der Deformation, welche derselbe in der Haut für einige Zeit zurückläßt.

Wenn ein Zug auf die Haut ausgeübt wird, tritt die Empfindung bei merklich derselben Reizstärke wie bei Druckreizen auf und ist ihrem Charakter nach von einer Druckempfindung nicht zu unterscheiden, vorausgesetzt, daß nur einer oder einige wenige Sinnespunkte getroffen werden (v. Frey, Clark).

Betreffend die Empfindlichkeit verschiedener Hautstellen teilt Kiesow folgende Angaben über die Reizschwelle bei Reizung mit tetanisierenden Induktionsströmen mit (die Zahlen geben die relative Stärke des wirksamen Stromes an): Zungenspitze 1, Lippenrot 1.1, vordere Zungenhälfte 5, Fingerbeeren (mit Ausnahme des Daumens) 14—17, Daumenbeere 19—21, Rand der Kniescheibe 21, Processus styloideus ulnae 34—37.

Bei adäquater Reizung mit Reizhaaren betrug nach demselben Autor die Reizschwelle, wenn die des Rückens an der Höhe des III. Brustwirbels gleich 1 gesetzt wird, am linken Oberschenkel (vordere Fläche, Mitte) 1/2.0, an der Brust (II. Interkostalraum, Mittellinie) 1/2.8, am linken Handgelenke 1/3.1, am linken Unterarm (Mitte der Beugefläche) 1/3.8, an den Fingerbeeren der linken Hand 1/4.3, am oberen Augenlid (Wimpern) 1/7.2, an der Mitte des unteren Lippenrandes 1/71.7, an der Zungenspitze 1/86.0. (In bezug auf absolute Zahlen vgl. II, S. 82.)

Bei Druckreizung der Haut (Frosch) hat Steinach in dem entsprechenden Nerven einen Aktionsstrom, dessen Stärke von der des Reizes abhängig ist, beobachten können.

In bezug auf die anatomischen Gebilde, welche die Endapparate der Drucknerven darstellen, vgl. § 4, S. 107.

Bei gewissen Blinden hat man beobachtet, daß sie unter Vermittlung der Stirn- und Schläfenhaut eine mehr oder weniger ausgebildete Fähigkeit haben, größere Gegen-

stände in verhältnismäßig großer Entfernung wahrzunehmen. Da z. B. beim Annähern an einen warmen Ofen dieser schon in 3 m Entfernung erkannt wurde, das Wärmegefühl aber erst bei 1.8 m sich einstellte, läßt sich, wie es scheint, die wesentliche Beteiligung des Wärmesinns ausschließen; selber geben die Blinden an, daß das Berührungsgefühl am besten mit einer leisen Berührung verglichen werden könnte (Wölfflin). Andere Erfahrungen haben wiederum ergeben, daß hier Gehörempfindungen und Eindrücke von dem Verstibularapparat die wesentlichste Rolle spielen (Truschel).

§ 3. Die Lokalzeichen.

Wenn man bei einem anderen Menschen die Haut irgendwo mit einer Nadelspitze reizt, so kann dieser auch mit geschlossenen Augen genau die Stelle der Haut bezeichnen, welche von der Nadel getroffen wurde.

Diese Fähigkeit, eine Hautreizung nach dem richtigen Orte zu verlegen, welche der Kürze halber oft als Ortssinn, aber besser als Lokalisationsvermögen bezeichnet wird, wurde zuerst von E. H. Weber näher untersucht und zwar in der Weise, daß er die beiden abgestumpften Spitzen eines Zirkels gleichmäßig auf die Haut aufsetzte und prüfte, in welcher gegenseitigen Entfernung diese von der Versuchsperson noch als zwei unterschieden werden konnten. Je geringer diese Entfernung bei verschiedenen Hautstellen war, um so größer war natürlich die Fähigkeit der Haut, den Ort einer Reizung zu lokalisieren.

Diese Fähigkeit ist an verschiedenen Hautstellen eine sehr verschiedene.

Folgende Zusammenstellung enthält die von Weber ermittelten mittleren Werte, betreffend welche zu bemerken ist, daß sie im allgemeinen nicht das Resultat einer eingehenden Durchmusterung der betreffenden Region darstellen und daß sich innerhalb der größeren Regionen wenigstens ziemlich erhebliche Variationen vorfinden.

Kleinste wahrnehmbare Entfernung der zwei Spitzen; mm (abgerundet)	Hautstelle
1	Zungenspitze.
2	Volarseite des letzten Fingergliedes.
4.5	Roter Lippenrand, Volarseite des 2. Fingergliedes.
7	Dorsalseite des 3. Fingergliedes, Nasenspitze, Volarseite des Cap. oss. metacarpi.
9	Mittellinie des Zungenrückens, Zungenrand, nicht roter Teil der Lippen, Metacarpus des Daumens.
11	Plantarseite des letzten Zehengliedes, Rückenseite des 2. Fingergliedes, Backen, äußere Oberfläche des Augenlids.
16	Haut über dem vorderen Teil des Jochbeins, Plantarseite des Mittelfußknochens der großen Zehe; Dorsalseite des 1. Fingergliedes.
23	Haut über dem hinteren Teil des Jochbeins, Stirn, hinterer Teil der Ferse.
27	Behaarter unterer Teil des Hinterhaupts.
31	Rücken der Hand.

Kleinste wahrnehmbare Entfernung der zwei Spitzen; mm (abgerundet)	Hautstelle
33	Hals unter der Kinnlade, Scheitel.
41	Kreuzbein, Haut über den Glutäen, Unterarm, Unterschenkel, Fußrücken.
45	Brustbein.
54	Nackenhaut, Rückenhaut über den fünf oberen Brustwirbeln und in der Lenden- und unteren Brustgegend.
68	Rückenhaut an der Mitte des Halses und des Rückens, Mitte des Oberarms und des Oberschenkels.

Die betreffenden Abstände sind also am Rumpf am größten und nehmen immer mehr ab, je mehr man sich den Enden der Extremitäten nähert; den kleinsten Abständen begegnen wir (wenn wir von der Zungenspitze absehen) an der Volarseite des letzten Fingergliedes, d. h. gerade bei demjenigen Teil der Haut, der zum feinsten Tasten benutzt wird und wo die Unterscheidung kleinster Entfernungen am notwendigsten ist.

Unsere Fähigkeit, kleine Entfernungen mit der Haut zu unterscheiden, hat indes hier noch nicht ihre Grenze. Vielmehr kann sie, wie mehrfache Erfahrungen ergeben, durch Übung noch verfeinert werden; auch werden kleine Entfernungen bei stärkerer Reizung (v. Frey und Cook), sowie wenn die Reizung der beiden Orte nicht gleichzeitig, sondern nacheinander erfolgt (Judd, v. Frey), beträchtlich schärfer erkannt, und schließlich ist die betreffende Fähigkeit bei isolierter Reizung zweier Druckpunkte viel größer als bei den soeben mitgeteilten Versuchen, bei welchen die beiden Spitzen ganz aufs Geratewohl aufgesetzt wurden. Unter geeigneten Versuchsbedingungen ist die kleinste Entfernung, in der irgend zwei auf die Haut applizierte Reize noch als verschieden erkannt werden können, bei sukzessiver Reizung der Entfernung benachbarter Tastpunkte merklich gleich (v. Frey und Metzner).

Auch bei Reizung isolierter Druckpunkte finden sich indessen die erwähnten Unterschiede zwischen verschiedenen Hautstellen vor, wie aus folgender Zusammenstellung hervorgeht.

Kleinste wahrnehmbare Distanz; mm	Hautstelle
0.1	Nagelglied volar.
0.1—0.2	Kleinfingerballen.
0.1—0.5	Handteller.
0.2—0.4	Daumenballen, 1. und 2. Phalange volar.
0.3	Nase, Kinn, Hohlhandwülste an den Fingergelenken.
0.3—0.8	Handrücken, Nagelglied dorsal, 1. und 2. Phalange dorsal.
0.4—1.0	Wange, Unterarm, Oberarm, Brust, Stirn, Schwimmhaut zwischen den Fingern, Fußrücken, Fußsohle.
1.0—2.0	Unterschenkel, Kopfhaut, Bauch.
3.0	Oberschenkel.
4.0—6.0	Rücken.

Die Ursache, weshalb eine Entfernung bei simultaner Hautreizung weniger scharf als bei sukzessiver erkannt wird, scheint wesentlich darin zu liegen, daß die durch

eine einzelne Reizung an und für sich hervorgerufene Empfindung durch einen hinzukommenden gleichzeitigen Reiz allerdings in bezug auf ihre Intensität verstärkt, hinsichtlich ihrer Schärfe aber abgestumpft wird, was seinerseits wieder verursacht, daß sie in unserem Bewußtsein näher dem Orte des zweiten Reizes verlegt wird (v. Frey).

In bezug auf die kleinsten noch unterscheidbaren Entfernungen hat man weiter gefunden, daß sie in der Querrichtung kürzer als in der Längenrichtung sind, sowie daß sie mit dem Abstand der untersuchten Hautstelle von der Drehungsachse des betreffenden Körperteils abnehmen, wie z. B. am Oberarm oben 53.8, unten 44.6; am Unterarm oben 41.2, unten 22.5; an der Hand oben 20.4, unten 7.8; am 3. Finger oben 7.5, unten 2.5 mm (Vierordt).

Durch Ermüdung, Anämie, Kälte usw. wird der Ortssinn herabgesetzt, durch Hyperämie der Haut verfeinert; Kinder haben einen feineren Ortssinn als Erwachsene.

Das Lokalisationsvermögen der Haut ist noch bedeutend größer, wenn es sich darum handelt, mit der Haut Bewegungen wahrzunehmen. Mit der Kuppe des letzten Gliedes des linken Zeigefingers wird nämlich die Bewegung eines stumpfen Ebonitstiftes schon empfunden, wenn die Exkursion nur etwa 0.02—0.03 mm beträgt — also bei einer Distanz, die wenigstens fünfmal kleiner ist als die Entfernung zwischen den daselbst vorhandenen Druckpunkten. Dabei darf die Geschwindigkeit der Bewegung nicht kleiner als 0.06 mm pro Sekunde sein. Die Richtung, in welcher die Bewegung erfolgt, wird erst bei einer viel bedeutenderen Verschiebung (0.5—3 mm) und bei einer Geschwindigkeit von wenigstens 0.15 mm pro Sekunde erkannt (Basler).

Eigentlich ist es sehr merkwürdig, daß wir zwei gleichzeitig auf die Haut angesetzte Spitzen als zwei unterscheiden können. Denn die Reizung, welche die eine Spitze ausübt, muß ja vollkommen gleich derjenigen sein, welche von der anderen ausgeübt wird. Da wir nun aber das Vermögen haben, sie als zwei zu empfinden, so folgt, daß sich die Druckempfindungen, welche durch eine gleichartige und gleichstarke Reizung verschiedener Hautstellen hervorgerufen werden, durch eine bestimmte Eigentümlichkeit unterscheiden.

Da wir zwei gleichzeitig gereizte Stellen unserer Haut um so leichter unterscheiden können, je entfernter sie voneinander liegen, so folgt weiter, daß der soeben erwähnte Unterschied zwischen den von verschiedenen Hautstellen hervorgerufenen Empfindungen um so größer ist, je entfernter diese Hautstellen voneinander liegen.

Diese vom Orte der Reizung abhängige Verschiedenheit der ausgelösten Empfindungen nennt man seit Lotze Lokalzeichen. Da jede Empfindung in letzter Hand durch Vorgänge im Gehirn entsteht, so kann man auch die Lokalzeichen als spezifische Eigentümlichkeiten der durch die Reizung verschiedener Drucknerven erregten Abschnitte des Gehirns auffassen. Grob schematisch kann man sich dies in der Weise vorstellen, daß jeder

Drucknerv in irgendeiner Weise mit einer besonderen Nervenzelle verbunden ist und daß die Erregung dieser Nervenzelle eine spezifische Färbung der Empfindung hervorbringt, welche diese von allen anderen Druckempfindungen unterscheidet.

Diese Verschiedenheiten der zentralen Endigungen der Drucknerven sind ohne Zweifel angeboren; darum will ich aber nicht behaupten, daß dies auch mit der so exakten Projektion der Druckempfindungen nach verschiedenen Teilen der Haut der Fall sein muß. Wissen wir ja schon, wie die Unterscheidungsfähigkeit durch Übung in einer außerordentlichen Weise verfeinert werden kann. Es ist daher sehr gut möglich, daß die betreffende Projektion ein Resultat der Erfahrung darstellt und daß bloß die Verschiedenheit der Lokalzeichen angeboren ist. — Auf eine nähere Erörterung der sich an den Ortssinn knüpfenden Fragen müssen wir jedoch hier verzichten; bei der Darstellung der physiologischen Bedeutung der Bewegungsempfindungen werden wir indes auf die Lokalisation der Druckempfindungen zurückkommen müssen.

Auch die Temperaturpunkte der Haut besitzen das Lokalisationsvermögen, welches jedoch, wie es scheint, nicht so fein wie das der Druckpunkte ausgebildet ist; auch scheinen die Kaltpunkte ein feineres Lokalisationsvermögen als die Warmpunkte zu besitzen.

Nach Goldscheider variieren die Minimalwerte für die Entfernung, in welcher die Reizung zweier Temperaturpunkte noch unterschieden werden kann, bei verschiedenen Hautstellen für die Kaltpunkte zwischen 0.8 und 3 mm, für die Warmpunkte zwischen 2 und 5 mm.

Das besonders in der Fovea centralis so hoch entwickelte Lokalisationsvermögen der Netzhaut werden wir in Kapitel XXI näher studieren.

§ 4. Der Schmerz.

Wenn eine Hautstelle einer allzu starken oder allzu lange dauernden oder allzu oft wiederholten Reizung ausgesetzt wird, so wird dadurch eine eigentümliche, peinliche Empfindung, der Schmerz, ausgelöst. Diese Empfindung breitet sich bei genügender Stärke der Reizung in unserer Vorstellung mehr oder weniger weit außerhalb der direkt gereizten Hautstelle aus. Bei sehr starker Intensität des schmerzenden Eingriffes können Krampfanfälle, Bewußtlosigkeit, ja Geistesstörungen hervorgerufen werden.

Die Schmerzempfindungen, deren wichtige Aufgabe es ist, unsere Aufmerksamkeit auf allerlei schädliche Einflüsse zu richten, welche uns sonst den größten Nachteil bringen könnten, werden nicht allein durch die Haut, sondern auch durch andere Körperteile vermittelt. Krankhafte Prozesse in den inneren Organen des Körpers oder in den Gelenken werden oft von Schmerz begleitet. Wenn die Muskeln irgendwo in unserem Körper abnorm zusammengezogen werden, wie z. B. beim Wadenkrampf, so entsteht ein starker Schmerz, ja schon das Gefühl einer starken Ermüdung in den Muskeln nach einer angestrengten Arbeit steht auf der Grenze zu den schmerzhaften Empfindungen. Ebenso ruft ein Druck auf das Auge Schmerz hervor. Hierher gehören ferner der Blendungs-

schmerz bei zu starkem Licht, Zahnschmerzen, die Wehenschmerzen der Gebärmutter, Ohrenschmerzen, Kopfweh usw.

Übrigens ist es sehr schwierig, zwischen den wirklichen Schmerzen und dem Unlustgefühl eine bestimmte Grenze zu ziehen. Hohe Töne sind äußerst unangenehm, ebenso Schwebungen und schnelle Intensitätsschwankungen der Beleuchtung; schlecht riechende und schlecht schmeckende Substanzen rufen Übelkeit hervor. Mehrere von diesen und anderen analogen Sensationen üben bei gewissen Individuen wenigstens eine ganz ähnliche Wirkung aus, als schmerzhafte Eingriffe dies tun.

Nur die von der Haut ausgelösten schmerzhaften Empfindungen sind einer genaueren Analyse unterworfen worden.

Der Hautschmerz hat nicht immer einen und denselben Charakter, sondern zeigt oft beträchtliche Verschiedenheiten, welche vor allem von einer verschiedenen Kombination der verschiedenen Hautempfindungen sowie auch von der Ausbreitung und dem zeitlichen Verlauf des Schmerzes bedingt sind.

Ein brennender Schmerz ist ein Schmerz, der von einer Wärmeempfindung begleitet wird; bei einem stechenden Schmerz ist der Eingriff auf einen kleinen Hautbezirk begrenzt; als schneidend bezeichnen wir einen Schmerz, der sich mit einer gewissen Schnelligkeit über eine räumlich ausgedehnte Körperstrecke verbreitet; ein klopfender Schmerz entsteht, wenn der Schmerz mit dem Puls kommt und vergeht, wie es z. B. bei den Entzündungsschmerzen der Fall ist, wo die Pulsationen eine Steigerung des Gewebedruckes verursachen.

Gleichwie der Schmerz unter allen unseren Sinnesempfindungen sich am meisten auf unser eigenes Ich bezieht, so wird er auch hinsichtlich seiner Intensität in dem höchsten Grade von uns selbst beeinflußt. Wenn wir uns zufälligerweise mit einem Messer eine Wunde beibringen, so verursacht dies im allgemeinen keinen nennenswerten Schmerz, selbst wenn die Wunde ziemlich tief ist. Wissen wir aber von vornherein, daß man eine kleine Operation an uns machen will, und sei es auch nur ein Stich in den Finger, um eine Blutprobe zu bekommen, so tut der geringfügige Eingriff schon ganz weh. Hieraus folgt, daß die Vorstellung vom Schmerz dessen Stärke wesentlich vermehrt.

Wenn man die Aufmerksamkeit auf einen gewissen Körperteil intensiv lenkt, so kann man in demselben Sensationen hervorrufen, indem eine Menge von Empfindungen von Spannung, Kriechen, Druck usw., welche von der Erweiterung der Arterien bei der Herzsystole, von dem Drücken der Kleider usw. bedingt sind und die sonst unserer Aufmerksamkeit ganz entgehen, hierdurch deutlich in das Bewußtsein eintreten. Allmählich werden diese Empfindungen immer unangenehmer und endlich geradezu schmerzhaft.

Bei Krankheiten, die von Schmerz begleitet werden, ist der Schmerz oft stärker in der Nacht, als während des Tages. Dies ist wahrscheinlich davon abhängig, daß wir am Tage unsere Aufmerksamkeit auf vielerlei verschiedene Dinge lenken und sie daher nicht so ausschließlich, wie dies in der Nacht der Fall ist, auf den schmerzenden Körperteil richten.

Durch absichtliche Lenkung der Aufmerksamkeit auf ein bestimmtes Objekt kann man in der Tat mehr oder weniger vollständig den Schmerz, und nicht nur dessen Äußerungen unterdrücken. In dieser Hinsicht ist folgende Aufzeichnung von Immanuel Kant sehr charakteristisch. Er litt von Zeit zu Zeit an gichtischen Zufällen, welche, wie bekannt, sehr peinlich sind. „Aus Ungeduld, am Schlafen mich gehindert zu fühlen", schreibt er, „griff ich bald zu meinem stoischen Mittel, meine Gedanken mit Anstrengung

auf irgendein von mir gewähltes gleichgültiges Objekt, was es auch sei (z. B. auf den viel Nebenvorstellungen enthaltenden Namen Cicero) zu heften: mithin die Aufmerksamkeit von jener Empfindung abzulenken; dadurch diese dann, und zwar schleunig, stumpf wurde und so die Schläfrigkeit sie überwog, und dieses kann ich jederzeit, bei wiederkommenden Anfällen dieser Art in den kleineren Unterbrechungen des Nachtschlafes mit gleich gutem Erfolg wiederholen. Daß aber dieses nicht etwa bloß eingebildete Schmerzen waren, davon konnte mich die des anderen Morgens früh sich zeigende glühende Röte der Zehen des linken Fußes überzeugen."

Wenn auch nicht alle Menschen dieselbe starke Willenskraft wie KANT besitzen, so können wir indes aus seinem Beispiel ersehen, daß wir uns dahin erziehen können, den Schmerz in einem gewissen Grade zu unterdrücken, gleichwie wir uns gewöhnen können, einen Schmerz zu ertragen, ohne durch lautes Wehklagen ihn auszuposaunen.

Der Ausdruck des Schmerzes darf also nicht als Maß der Schmerzintensität aufgefaßt werden. Es trifft zu, daß ein willensstarker Mensch einen sehr heftigen Schmerz fühlt, ohne eine Miene zu verändern, während ein anderer bei einem Nadelstich laut aufschreit. Auf der anderen Seite dürfen wir aber nicht die in mannigfachster Weise sowohl bei Tieren wie beim Menschen bestätigte Erfahrung vergessen, daß die Empfindlichkeit für Schmerzen und schmerzhafte Eingriffe bei verschiedenen Individuen in der Tat eine sehr verschiedene ist. Da also niemand sicher wissen kann, wie stark der Schmerz ist, den ein anderer fühlt, dürfen wir auch den Schmerzäußerungen bei anderen unsere Teilnahme nicht versagen.

Worin die eigentliche physiologische Ursache der Schmerzempfindung liegt, ist sehr schwierig zu entscheiden.

Da wir wissen, wie der durch eine genügend starke Reizung ausgelöste Schmerz bei verschiedenen Körperteilen einen ganz verschiedenen Charakter hat, wie z. B. die durch hohe Temperatur ausgelösten Schmerzempfindungen von den durch starke Kälte vermittelten differieren, wie der Schmerz bei Muskelkrämpfen, bei erhöhtem intraokularem Druck usw. verschiedenartig ist, wie die bei entzündlichen Prozessen auftretenden Schmerzen je nach dem entzündeten Organ einen verschiedenen Charakter darbieten, so liegt unzweifelhaft die Annahme am nächsten, daß der Schmerz durch eine übermaximale Erregung der gewöhnlichen zentripetalen Nerven der verschiedenen Körperteile hervorgerufen sei.

Die Tatsache, daß bei gewissen Erkrankungen im zentralen Nervensystem die Schmerzempfindungen verloren gegangen sind, ohne daß die gewöhnlichen Tastempfindungen in einem wesentlicheren Grade gelitten haben, spricht nicht gegen diese Hypothese. Man könnte sich ja denken, daß das zum Hervorrufen der Schmerzempfindung notwendige Maximum der Erregung wegen der Krankheit nicht mehr erzielt würde, obgleich die Reizschwelle etwa unverändert geblieben wäre, und man könnte diese Annahme mit der Erfahrung SCHIFFS in Zusammenhang bringen, daß die Durchschneidung der grauen Substanz des Rückenmarkes die Schmerzempfindungen aufhebt, ohne auf die Tastempfindungen einzuwirken.

Von dieser Erfahrung ausgehend stellt man sich vielfach vor, daß die Leitung der schmerzhaften Eindrücke gerade durch die graue Substanz erfolge und daß die Empfindung des Schmerzes durch eine in den Nervenzellen der grauen Substanz stattfindende Summation ausgelöst werde. Es liegen auch zahlreiche Beobachtungen vor, die da zeigen, daß an und für sich schmerzlose taktile Reize, wenn sie genügend oft wiederholt werden, einen unter Umständen starken Schmerz hervorrufen.

Auch die bei stärkerer Reizung stattfindende Irradiation des Schmerzes sowie die bei krankhaften Prozessen häufigen schmerzhaften Mitempfindungen scheinen für die Beteiligung der grauen Substanz zu sprechen.

Wenn auch diese und andere Erfahrungen von dem Gesichtspunkte aus erklärt werden können, daß die schon besprochenen sensiblen Hautnerven die Schmerzempfindungen vermitteln, so stellen sie indes keinen entscheidenden Beweis dafür dar. Was ergibt nun die Untersuchung der verschiedenen Sinnespunkte der Haut?

In einer Hinsicht herrscht zwischen den Autoren, welche sich mit dieser Frage beschäftigt haben, eine erfreuliche Übereinstimmung, nämlich darin, daß sowohl die mechanische (mittels einer eingestochenen Nadel) als die adäquate Reizung der Temperaturpunkte keinen Schmerz hervorruft (Goldscheider u. a). Auch wenn ein Warmpunkt mit sehr warmem Wasser geprüft wird, so gibt er nur ein brennend heißes Gefühl, aber keinen Schmerz. Der Wärmeschmerz dürfte also als eine durch die Reizung der Wärmenerven gefärbte Schmerzempfindung aufzufassen sein, wenn nicht die Analgesie der Warmpunkte bei adäquater Reizung davon bedingt ist, daß die gereizte Fläche zu klein gewesen ist, denn es ist ja eine allgemein bekannte Tatsache, daß die Größe der gereizten Hautstelle für die Schmerzempfindung eine sehr wesentliche Bedeutung hat.

Blix wies nach, daß man an verschiedenen Hautstellen eine Nadel tief in die Haut hinein stechen kann, ohne einen Schmerz hervorzurufen. Die Nerven, welche den Schmerz vermitteln, kommen also nicht überall in der Haut vor. Weder Blix noch Goldscheider sahen sich indes veranlaßt, die Existenz besonderer Schmerznerven mit eigenen Endorganen (Schmerzpunkten) anzunehmen, sondern stellten sich vor, daß die Schmerzempfindungen der Erregung der Drucknerven ihr Entstehen verdanken. Demgegenüber ist v. Frey für besondere Schmerznerven eingetreten und bringt unter anderem für deren Existenz folgende schwerwiegende Gründe vor.

Unter Beachtung gewisser Vorsichtsmaßregeln ruft die mechanische Reizung der Haut mittels der Reizhaare eine rein schmerzhafte Empfindung ohne vorgängige oder begleitende Druckempfindung hervor. (Daß die Schmerzpunkte dort, wo sie in der Nachbarschaft der Druckpunkte liegen, mechanisch nicht isoliert erregt werden können, läßt sich unschwer begreifen.)

Die durch mechanische Reizung der Schmerzpunkte auslösbare Empfindung ist in sehr auffälligem Grade von der Dauer des Reizes abhängig. Schwache Reize haben demnach eine Latenzdauer, die sich unter Umständen über viele Sekunden erstrecken kann.

Setzt man das Reizhaar auf einen Druckpunkt, so tritt die Empfindung augenblicklich auf, verblaßt aber sofort wieder und wird meist nach kurzer Zeit unmerklich. Auf dem Schmerzpunkte tritt dagegen die Wirkung verspätet ein, gewinnt allmählich an Stärke, um nach Erreichung eines Maximums wieder abzunehmen. Ist bei Aufhören des Reizes noch Empfindung vorhanden, so verschwindet dieselbe nur langsam. Damit hängt zusammen, daß oszillierende, elektrische oder mechanische Reize (von etwa 5 pro Sekunde an) auf dem Schmerzpunkt in der Regel zu einer kontinuierlichen Empfindung verschmelzen, während der Druckpunkt 130 Stromstöße in der Sekunde noch sehr wohl unterscheiden kann.

Drückt man den Kopf einer Stecknadel für einen Augenblick in die Haut, so folgt sehr häufig auf die dem Reize zeitlich entsprechende Druckempfindung nach einem kurzen empfindungslosen Intervall eine zweite, schmerzhafte Empfindung (vgl. unten). Nur Schmerzpunkte in der Nähe von Druckpunkten zeigen diese Erscheinung. Auf schmerzfreien Druckpunkten fehlt aber die schmerzhafte Nachwirkung, und auf isoliert erregbaren Schmerzpunkten die den Reiz begleitende Druckempfindung, während die schmerzhafte Nachempfindung deutlich auftritt.

Auf einer Stelle der Wangenschleimhaut, welche zum Teil mit derjenigen zusammenfällt, die auf der Außenseite der Wange von den MM. zygomaticus major, triangularis und risorius umschlossen wird, tritt bei maximal gesteigerter mechanischer und elektrischer Reizung kein Schmerz auf, obwohl die Druckempfindlichkeit derselben gut entwickelt ist (v. Frey, Kiesow). Im Gegensatz dazu sind die mittleren Teile der Gaumenpfeiler und Tonsillen schmerzempfindlich, während sie keine eigentliche Tastempfindung vermitteln können (Kiesow).

Für solche Reize, welche die Eichung nach Druckeinheiten erlauben (vgl. II, S. 81), ist die Empfindlichkeit der Nervenenden des Drucksinnes etwa 1000fach größer als die der Schmerznerven, während bei sehr kleiner Reizfläche die Schmerzpunkte empfindlicher sind als die Druckpunkte. Mit dieser Wirkung kleiner Flächen stellt v. Frey die Erfahrung zusammen, daß die Berührung mit eckigen, scharfkantigen Gegenständen sehr leicht und im unmittelbaren Anschluß an die Druckempfindung schmerzhaft wird. Man ist daher bestrebt, die Gebrauchsgegenstände mit glatten und abgerundeten Flächen zu versehen.

Unter Umständen kann eine Hautreizung zwei von einem empfindungslosen Intervall getrennte Empfindungen hervorrufen, von denen die sekundäre bei noch nicht schmerzhafter Intensität der primären Empfindung, oder auch alle beide schmerzhaft sein können. Gad und Goldscheider deuten diese Erscheinung in der Weise, daß die schneller eintretende primäre Empfindung durch die wesentlich in den Rückenmarkssträngen fortgepflanzte Erregung ausgelöst ist, während die sekundäre Empfindung durch eine Erregung verursacht wäre, welche den Weg durch die graue Substanz des Rückenmarkes eingeschlagen hätte. Demgegenüber hat Thunberg, welcher die Anschauung v. Freys von der Existenz besonderer Schmerznerven entschieden vertritt, nachzuweisen versucht, daß die Ursache der Erscheinung im Verhalten der peripheren Gebilde liege, indem der Reiz teils direkt auf die Nervenfasern, teils auf die Nervenendigungen einwirken sollte.

Nach Thunberg würden sich außerdem in oder unmittelbar unter der Haut zwei Arten Schmerznerven vorfinden; die eine Art würde den stechenden Schmerz hervorrufen, die andere dagegen die dumpfen Schmerzen auslösen, die man empfindet, wenn z. B. große in die Höhe gehobene Hautfalten gedrückt werden, so daß der Druck auf die tieferen Teile kräftig wirkt.

Über die topographische Verteilung der Schmerzpunkte finden wir bei v. Frey u. a. die Angabe, daß auf dem Handrücken über dem Metacarpus des Ringfingers 16 Schmerzpunkte gegen 2 Druckpunkte in 12.5 qmm nachgewiesen wurden, d. h. 1.3 Schmerzpunkte auf 1 qmm. Die Gesamtzahl der Schmerzpunkte würde etwa 2—4 Millionen betragen.

Über die anatomischen Gebilde, welche möglicherweise als Endorgane der Druck- und der Schmerznerven dienen können, ist v. Frey auf Grund von Erwägungen, welche ich hier übergehen muß, zu folgenden Schlüssen gekommen.

Unter den bekannten sensiblen Nervenendigungen der unbehaarten Haut gibt es nur eine einzige Form, welche die Forderung genügender Häufigkeit erfüllt, um als Organ der Druckpunkte dienen zu können, nämlich die Tastkörperchen von

Meissner. Nach dem Entdecker derselben finden sich z. B. am Metacarpus des kleinen Fingers im Quadratmillimeter 1—2 Tastkörperchen, was mit der Anzahl der Druckpunkte an gleicher Stelle gut übereinstimmt.

Diese Körperchen sind aber ganz überwiegend auf die unbehaarten Körperteile beschränkt. Was die an den Haaren befindlichen Druckpunkte betrifft, so haben die anatomischen Untersuchungen unter anderem gezeigt, daß ein Nervenkranz dicht unter der Mündung der Talgdrüsen den Haarbalg umgibt und mit seinen Ausläufern bis an die Glashaut vordringt; dieser Nervenkranz, der mit der größten Regelmäßigkeit an jedem Haar vorkommt, sei der Endapparat der nach den Haaren angeordneten Druckpunkte.

Die Schmerzempfindung wird wahrscheinlich durch Reizung mehr oberflächlich liegender Endapparate ausgelöst. Näher der Oberfläche als die Tastkörperchen sind nur die intraepithelialen freien Nervenendigungen, welche daher als die Organe der (oberflächlichen) Schmerzempfindung der Haut zu betrachten sind. Der fast überall vorhandenen Schmerzhaftigkeit der Haut entspricht das sehr verbreitete Vorkommen der freien Endigungen im Epithel.

Endlich haben v. Frey und Thunberg, letzterer durch eingehende Analyse verschiedener bei Wärmereizung auftretender Erscheinungen, es wahrscheinlich gemacht, daß die Endorgane der Wärmenerven tiefer als die der Kältenerven, sowie daß letztere tiefer als die Endorgane der Schmerznerven liegen.

Wesentlich auf Grund seiner Selbstbeobachtungen (vgl. II, S. 98) ist Head hinsichtlich des bei den Empfindungen von Druck, Berührung, Temperatur und Schmerz stattfindenden nervösen Mechanismus zu der Auffassung gekommen, daß diese durch dreierlei verschiedene Gruppen peripherer Nerven vermittelt werden, nämlich die der tiefen Sensibilität, der protopathischen Sensibilität und der epikritischen Sensibilität.

Die tiefe Sensibilität bezieht sich auf Druck- und Schmerzempfindungen wie auf die Bewegungsempfindungen; sie bleibt selbst nach Durchschneidung aller entsprechenden Hautnerven bestehen und beruht auf Fasern, die hauptsächlich mit den motorischen Nerven verlaufen. — Die protopathische Sensibilität vermittelt die Empfindungen von Hautschmerz und von extremen Temperaturen; dieselben sind nur diffus lokalisiert und haben immer einen eigentümlichen, stechenden und irradiierenden Charakter, der bei gleichzeitiger Einwirkung der epikritischen Sensibilität verschwindet. Nach Durchschneidung der Hautnerven kommt diese Art der Sensibilität in etwa 7 bis 26 Wochen zurück. — Zur epikritischen Sensibilität, die nach Durchschneidung der Hautnerven erst in 1 bis 2 Jahren wieder erscheint, gehören die Empfindungen von Berührung und von feineren Temperaturunterschieden sowie auch die genaue Lokalisation der Hautreizung.

Wie Trotter und Davies, welche die tatsächlichen Angaben von Head im großen und ganzen bestätigt haben, bemerken, können die betreffenden Erscheinungen auch ohne die Annahme der besonderen protopathischen und epikritischen Sensibilität eine theoretische Deutung finden, wenn man sich nämlich vorstellt, daß im Laufe der Regeneration die Fähigkeit der Lokalisation sowie das Vermögen, feine Temperaturunterschiede zu erkennen, sich nur allmählich entwickelt. Eine besondere Beachtung erfordert jedenfalls der schmerzhafte Charakter der Hautempfindungen bei einem gewissen Stadium der Regeneration. Es ist indessen nicht möglich, diese Erscheinung hier näher zu erörtern.

Zu erwähnen ist noch, daß bei einer genügend lange, etwa 60 Minuten dauernden Blutleere eines Fingers, die Empfindungen von Druck und Berührung vollständig verschwunden sind, während Temperatur- und Schmerzempfindungen noch ausgelöst werden können (Fabritius und v. Bermann).

ACHTZEHNTES KAPITEL.

Die Organempfindungen.

Als Organempfindungen fasse ich alle diejenigen Empfindungen und Vorstellungen zusammen, welche nicht durch äußere Reize, sondern durch innere Vorgänge in verschiedenen peripheren Organen ausgelöst werden; die in den Sinnesorganen, welche normal nur durch äußere Einwirkungen erregt werden, sowie in deren zentripetalen Leitungsbahnen und nervösen Zentren durch irgendwelche krankhaften Prozesse hervorgerufenen und zum Bewußtsein dringenden Empfindungen gehören selbstverständlich nicht hierher.

Unter den in dieser Weise definierten Organempfindungen sind in erster Linie diejenigen zu nennen, welche die Ursache unserer allgemeinen Gefühlsstimmung darstellen (vgl. II, S. 75); ihre Analyse ist vorläufig noch nicht so weit fortgeschritten, daß sie hier eine nähere Berücksichtigung finden können.

Hierher gehören auch die von den inneren Organen überhaupt ausgelösten Empfindungen, über deren Mechanismus wir noch sehr im unklaren sind. Die Schwierigkeit liegt nicht allein darin, daß diese zum größten Teil nur ganz undeutlich sind und eigentlich nur bei schmerzhafter Stärke sich geltend machen, sondern auch in der Unbestimmtheit und Unsicherheit ihrer Lokalisation. Eine z. B. durch einen Eingriff auf den Magen erzeugte Empfindung kann von diesem herrühren, es ist aber auch möglich, daß der Magen dabei gar nicht beteiligt ist, sondern daß die Empfindung von dem Bauchfell oder von den Bauchdecken ausgelöst wurde.

Was nun die tatsächlichen Angaben betrifft, hat Becher gezeigt, daß die Speiseröhre an sich durch Druck, Wärme, Kälte und Elektrizität direkt erregbar ist; indessen ist diese Erregbarkeit viel geringer als die der Haut, individuell sehr verschieden und bei manchen Individuen kaum vorhanden. Dagegen scheint der Magen keine merkliche Sensibilität für die genannten Reize zu besitzen, und selbst die eigentümlichen Empfindungen von Fülle und Leere des Magens könnten aus der Bauchhaut und der Bauchmuskulatur stammen, indem diese bei den betreffenden Veränderungen des Magens entsprechende Spannungsveränderungen erleiden müssen.

Nach Lennander, der unter Anwendung lokaler Betäubung eine große Anzahl Bauch- und andere Operationen gemacht und dabei die Sensibilitätsverhältnisse möglichst genau untersucht hat, würden die intraperitoneal gelegenen Bauchviscera selbst im kranken Zustande keine Schmerzempfindungen veranlassen; desgleichen wäre es wahrscheinlich, daß die Lungen, die meisten Organe des kleinen Beckens, das Gehirn, die Knochensubstanz und das Kochenmark der Schmerzempfindungen entbehren. Kurz, alle diejenigen Organe, die nur von dem N. sympathicus und den übrigen autonomen Nerven (vgl. Kap. XXV) innerviert werden, würden von sich aus keine Schmerzempfindungen vermitteln können.

Dagegen wären das Peritoneum parietale, die Pleura parietalis, das Bindegewebe, welches die inneren weiblichen Genitalien mit der Beckenwand und dem parietalen Peritoneum verbindet, wie auch die Hüllen und das parietale Blatt der Tunica vaginalis und das Periost schmerzempfindlich.

Das tatsächliche Vorhandensein von Schmerzen bei den inneren Organen wird von Lennander auf die Teile, die von den Interkostal-, Lumbal- und Sakralnerven versorgt werden, also speziell das Peritoneum parietale, welches für mechanische Reize, wie Ziehungen und Drehungen, überaus empfindlich wäre, zurückgeführt. Ferner komme hierbei eine infektiöse Lymphangitis in dem das schmerzende Organ umgebenden Bindegewebe usw. in Betracht.

Es läßt sich nicht leugnen, daß die Art und Weise, wie Lennander die Deutung der Schmerzhaftigkeit der inneren Organe durchführt, vielfach sehr gekünstelt erscheint, und es sind auch allmählich gegen seine Lehre von der Schmerzlosigkeit der Viscera immer kräftigere Angriffe gerichtet worden.

Hauptsächlich nach Versuchen am Hundedarm heben Kast und Meltzer hervor, daß die inneren Organe tatsächtlich schmerzempfindlich sind, aber ihre Empfindlichkeit für eine kürzere oder längere Zeit einbüßen, wenn der gesamte Bauchinhalt oder der große Teil desselben durch eine weite Inzision vorfallen gelassen wird. Die Abnahme ihrer Erregbarkeit fängt (beim Hunde) schon innerhalb 2 bis 3 Minuten nach der Entblößung der Eingeweide an, sich geltend zu machen. Andererseits nimmt bei den vorgefallenen Eingeweiden die Erregbarkeit infolge einer sich entwickelnden Entzündung allmählich wieder stark zu, so daß schließlich selbst eine sehr geringfügige Reizung Äußerungen schweren Schmerzes hervorruft.

Lennander gegenüber, der den beim Binden der Mesenterialgefäße auftretenden Schmerz als Folge einer Zerrung der Gewebe an der hinteren Bauchwand auffaßte, zeigt Ritter, daß hier eine direkte Reizung der Mesenterialnerven vorliegt, indem eine Ligatur, welche distal von der ersten gelegt wurde, keinen Schmerz erzeugt, während eine zentralwärts von der ersten angelegte ebenso schmerzhaft wie diese ist.

Ein weiterer Beweis für die Schmerzempfindlichkeit des Darmes liegt im folgenden. Wenn man am Hunde die äußere, longitudinale Muskelschicht des Dünndarmes nebst dem daran liegenden Auerbachschen Plexus exstirpirt, bleibt der Schmerz vollständig aus, während er bei entsprechender Reizung (Quetschen) der intakt gebliebenen Darmabschnitte sich jedesmal stark zu erkennen gibt (A. Neumann). In beiden Fällen ist jedoch die Zerrung am Mesenterium die gleiche.

Nach diesem allen läßt sich nicht in Abrede stellen, daß die inneren Organe nicht nur mittelbar durch das Peritoneum parietale usw., sondern an und für sich Schmerzempfindungen vermitteln können.

Daß bei Menschen, bei denen durch Kokain eine lokale Anästhesie erzeugt wurde, die Reizung der Viscera, wie in den Beobachtungen Lennanders, keinen deutlichen Schmerz hervorgerufen hat, ist daher zu einem, indessen wahrscheinlich sehr geringen Teil daraus zu erklären, daß das Kokain außer der lokalen Anästhesie auch eine allgemeine, wenn auch nur schwache Wirkung ausgeübt hat, zum Teil und wesentlich aber auf die Abnahme der Erregbarkeit beim entblößten Darme zu beziehen. Daß hierbei bei verschiedenen Tierarten quantitative Verschiedenheiten stattfinden, folgt aus den Erfahrungen von Kast und Meltzer, nach welchen die Schmerzempfindlichkeit nach Bloßlegung des Darmes bei Katzen und Kaninchen in einem viel höheren Grade als beim Hunde herabgesetzt wird. Hierzu kommt noch, daß die Reizung der vorliegenden Eingeweide beim Menschen jedenfalls nicht sehr stark hat sein können, und daß, wie Lennander selbst bemerkt, bei dem Patienten im Verlauf der Operation früher oder später, bei manchen sogar sehr bald, ein Zustand von Ungeduld und Ermüdung eintritt, bei dem er nicht zu sagen vermag, was es ist, was wehe tut, und auch Eingriffe, die aller Erfahrung nach schmerzlos sind, Jammern und andere Schmerzäußerungen hervorrufen.

Die einzigen bis jetzt eingehender studierten Organempfindungen sind diejenigen, durch welche wir uns Vorstellungen bilden über die Lage unseres Körpers und seiner einzelnen Teile (Kopf, Rumpf, Extremitäten), sowie über den Umfang, die Intensität und die Richtung unserer Bewegungen; diese tragen in einem sehr erheblichen Grade zur Regulierung unserer Bewegungen bei und haben außerdem eine sehr große Bedeutung für die psychologische Verarbeitung unserer Sinneseindrücke, auch derjenigen, welche durch äußere Einwirkungen entstehen. Sie haben also, obgleich sie im Vergleich zu den letzterwähnten in der Regel nur undeutlich und unbestimmt erscheinen, für unsere körperlichen und psychischen Verrichtungen eine sehr große Bedeutung.

Diese Empfindungen können in zwei übrigens nicht scharf voneinander zu trennende Gruppen geteilt werden, und zwar umfaßt die eine Gruppe diejenigen, durch welche wir die Bewegungen unseres Körpers, deren Richtung und Intensität wahrnehmen; zu der anderen Gruppe gehören die noch weniger scharf hervortretenden zentripetalen Erregungen, durch welche wir uns Vorstellungen über die Orientierung unseres Körpers bilden.

Das anatomische Substrat der Bewegungsempfindungen und der Lagevorstellungen wird teils von den sensiblen Nervenendigungen in den Muskeln, den Sehnen, den Gelenken, der Haut, teils auch von solchen in gewissen Abschnitten des inneren Ohres (Bogengänge und Otolithensäckchen) abgegeben.

§ 1. Die Bewegungsempfindungen.

Auch ohne die Mitwirkung des Sehorgans besitzen wir eine sehr genaue Vorstellung von der Lage unserer Glieder. Wird z. B. der eine Arm passiv in eine gewisse Stellung gebracht, so kann man mit geschlossenen Augen den anderen Arm in genau dieselbe Stellung bringen. Mit geschlossenen Augen hat man eine sehr genaue Vorstellung von den Lageveränderungen der Glieder, von der Richtung, in welcher sie ausgeführt werden, und der Geschwindigkeit, mit welcher sie erfolgen. Durch Heben eines Gewichtes kann man dessen Schwere sehr genau schätzen.

Diese und andere gleichartige Empfindungen werden von verschiedenen Autoren mit verschiedenen Namen bezeichnet und zwar als dem Bewegungs-, dem Muskel-, dem Kraftsinn usw. gehörig.

Schon diese Verschiedenheit der Benennung zeigt uns, daß die Ansichten über die wirkliche Ursache der betreffenden Empfindungen sehr schwankend sind. Nach einigen, wie Ch. Bell und E. H. Weber, sollen sie durch Reizung sensibler Muskelnerven ausgelöst werden; andere, wie Lotze und Schiff, stellen sich vor, daß sie durch die bei verschiedener Stellung der Extremitäten stattfindende verschiedene Faltung der Haut hervorgerufen werden; nach Bernhardt sollen die sensiblen Nerven der Haut, der Fascien und des Periosts, sowie die durch die Muskeln gehenden Nervenstämme die

Muskelempfindungen verursachen; Lewinski sucht ihre Ursache in der Erregung der Gelenk- und Knochennerven; zahlreiche Autoren, wie Leyden, Meynert, Nothnagel und andere, nehmen endlich an, daß bei deren Zustandekommen mehrere verschiedene Arten zentripetaler Nerven beteiligt sind.

Wenn es gilt, einen Gegenstand mit der Hand zu heben, so geben wir in der bei weitem großen Mehrzahl der Fälle unseren Muskeln einen Impuls, der gerade genügt zu dem betreffenden Zwecke und weder zu schwach, noch zu stark ist. Das heißt, wenn es einen uns bekannten Gegenstand gilt, können wir den Willensimpuls ganz genau nach der zu leistenden Arbeit abstufen. Hieraus hat man die Schlußfolgerung gezogen, daß bei der Wahrnehmung aktiver Bewegungen das Gefühl der zentralen Innervation maßgebend sei (J. Müller, Wundt).

Es ist in der Tat leicht nachzuweisen, daß wir mit dem Willensimpuls sofort die Vorstellung der Bewegung verknüpfen, so daß wir dieselbe für wirklich ausgeführt halten, wenn sie auch gar nicht eingetreten ist. Geben ja Amputierte ganz bestimmt an, daß sie bei der Intention, das längst verlorene Bein zu beugen, deutlich fühlen, wie sich die nicht mehr vorhandenen Muskeln zusammenziehen.

Sternberg hat einen leicht nachzumachenden hierhergehörigen Versuch beschrieben. Handteller, Mittel-, Ringfinger und kleiner Finger der rechten Hand werden mit der Volarseite fest an die Tischplatte angedrückt, Zeigefinger und Daumen, letzterer in Abduktionsstellung, ragen über den Rand derselben hinaus. Unter die Gegend des Carpus wird eine Unterlage von 1—2 cm Höhe gebracht. Nun wird mit der linken Hand das Metacarpophalangealgelenk des Zeigefingers sowie das Gelenk zwischen Grund- und Mittelphalange möglichst stark gebeugt. Die Endphalange des Zeigefingers ist nun aktiv unbeweglich; intendiert man jetzt, ohne auf die Hand zu blicken, eine Beugung dieser Phalange, so glaubt man dieselbe wirklich auszuführen. Ein Blick auf den Finger lehrt, daß dies eine Täuschung ist.

Das zentrale Innervationsgefühl, welche Bedeutung es auch haben mag, ist indes nicht das allein bestimmende: schon die Ausbildung unserer Fähigkeit, die zur Hebung verschiedener Gegenstände notwendigen Bewegungsimpulse richtig abzustufen, geschieht unter stetiger Beteiligung zentripetaler Erregungen, welche uns über das Resultat der abgegebenen Impulse benachrichtigen. Es läßt sich auch ohne Schwierigkeit zeigen, daß das Resultat eines Willensimpulses in der Regel durch zentripetale Erregungen kontrolliert wird. Wenn wir nämlich die Schwere eines zu hebenden Gegenstandes unrichtig beurteilen und den Gegenstand z. B. für schwerer halten, als er in der Tat ist, so geben wir einen zu starken Willensimpuls: infolgedessen wird der Gegenstand nun beträchtlich höher gehoben, als beabsichtigt war, und wir erhalten sogleich die Nachricht davon, auch wenn die Augen abgewendet sind. Ganz entsprechenderweise erhalten wir auch die Nachricht, ob der Willensimpuls zu schwach gewesen ist.

Wenn also bei den aktiven Bewegungen die Beteiligung zentripetaler Erregungen unzweifelhaft vorhanden ist, so muß dasselbe in einem noch höheren Grade von passiven Bewegungen gelten. Welches sind nun die zentripetalen Nerven, die in erster Linie hieran teilnehmen?

Der anatomische Beweis für das Vorhandensein zentripetaler Muskelnerven ist von Reichert, Kölliker, Odenius u. a. erbracht worden. Daß diese Nerven auch fähig sind, bewußte Empfindungen zu vermitteln, geht aus der nach starker Arbeit auftretenden, ganz bestimmt in den Muskeln lokalisierten Ermüdungsempfindung sowie aus den Schmerzen bei Muskelkrämpfen unzweideutig hervor. Die zentripetalen Muskelnerven lösen ferner

ganz regelmäßige Reflexe aus; unter diesen sind Gefäßerweiterung sowie Reflexe auf Skelettmuskeln die wichtigsten (Tengwall). Es kann also nicht von vornherein verneint werden, daß diese Nerven bei den Bewegungsempfindungen eine hervorragende Rolle spielen könnten, was man ja auch vielfach angenommen hat.

Schon die, namentlich seit Duchenne eingebürgerte Tatsache, daß auch zu der einfachsten Bewegung sich mehrere Muskeln in ihrer Aktion vereinigen, spricht indes gegen eine entscheidende Rolle der zentripetalen Muskelnerven bei den Bewegungsempfindungen, denn wir müßten dann, wie Goldscheider bemerkt, durch das Gefühl jeden Muskel von jedem anderen mit so großer Schärfe unterscheiden können, daß wir nicht bloß jeden einzelnen für sich als solchen erkennen würden, sondern sie auch in ihren verschiedenen Kombinationen, und zwar mit der jedem zukommenden Kontraktionsstärke, herauserkennen könnten. Die verhältnismäßig geringe Bedeutung der sensiblen Muskelnerven für die Bewegungsempfindung geht auch daraus hervor, daß die Unterschiedsschwelle beim Heben von Gewichten mit einem Finger wesentlich ansteigt, wenn die Blutzufuhr zum Finger genügend lange aufgehoben wird. Hierbei bleiben ja die zentripetalen Nerven der Muskeln vollständig unberührt, die Zunahme der Unterschiedsschwelle muß daher auf die Ausschaltung der Fingernerven, wahrscheinlich der Nerven der Gelenke, zurückgeführt werden (Fabritius und v. Bermann).

Bei gewissen Muskeln wird indessen die Bewegungsempfindung gerade durch deren zentripetale Nerven ausgelöst. Das sind solche Muskeln, welche nicht zu den Gelenken gehören, wie die Muskeln des Auges, von welchen übrigens gilt, daß sie lange nicht so zahlreich sind als die bei den Bewegungen eines Gliedabschnittes beteiligten. Wie später (Kap. XXI) näher auszuführen ist, haben wir ein sehr feines Gefühl für jede geringste Kontraktion eines Augenmuskels. Dieses Gefühl kann nur durch die zentripetalen Nerven der betreffenden Muskeln oder deren Sehnen entstehen.

Ebenso scheint der M. thyreo-arythenoideus, durch dessen fein abgestufte Kontraktionen die im Larynx angegebene Tonhöhe bestimmt wird, ein durch die zentripetalen Muskelnerven bedingtes, sehr feines Muskelgefühl zu besitzen; ein Bewegungsgefühl ist aber damit nicht verbunden.

Auf der anderen Seite hat die Zunge kein deutliches Bewegungsgefühl und ein sehr stumpfes Lagegefühl (Goldscheider); auch das Unterscheidungsvermögen für Gewichte ist bei der Zunge ein sehr unsicheres und schwankendes, ja es fehlt sogar die Empfindung des Momentes, wann die Bewegung eintritt (Jacobj).

Im weichen Gaumen haben wir weder Bewegungs- noch Lagegefühl.

Bei der Wahrnehmung passiver Bewegung spielen, wie besonders Goldscheider ausgeführt hat, die zentripetalen Nerven der Gelenke die wesentlichste Rolle. Für die Größe der Bewegungsempfindung ist der vom Angriffspunkt der bewegenden Kraft zurückgelegte Weg ganz irrelevant, maßgebend wirkt nur die Größe der im Gelenk stattfindenden Drehung. Auch die Druck- und Spannungsempfindungen in den Weichteilen der bewegten Glieder bewirken die Bewegungsempfindung nicht, sondern stören dieselbe sogar. Da die Ausgangsstellung des Gelenkes ohne Einfluß auf den Schwellenwert der Empfindung ist, scheint die Mitwirkung der Muskelsensibilität hier ausgeschlossen werden zu können.

Von wesentlicher Bedeutung ist die Geschwindigkeit der Drehung. Die Geschwindigkeitsschwelle (Drehung im Winkelgrade pro Sekunde) variiert bei verschiedenen Gelenken etwa zwischen 0.25° und 1.4° (vgl. II, S. 83).

Als Belege für die Bedeutung der Gelenkempfindungen sei auf folgende Beobachtung von Lewinski aufmerksam gemacht. Lewinski machte bei Ataktischen (vgl. II, S. 117) ganz langsam und mit geringen Exkursionen Bewegungen im Fuß-, Knie- und Hüftgelenk, indem er dabei bald die Gelenkenden aneinander drückte und bald dies nicht tat. Im ersteren Falle erkannten die Kranken immer genau die Bewegung, während sie im zweiten Falle bei einzelnen Gelenken gar keine Vorstellung von der Bewegung hatten.

Die Wahrnehmung aktiver Bewegungen geht natürlich auch von der Drehung in den Gelenken aus; hierzu kommen aber noch als mitbestimmende Faktoren das mit der Spannung der Sehnen und der Sehnenansätze verknüpfte Gefühl sowie möglicherweise die von den sensiblen Muskelnerven ausgelösten Empfindungen. Diese Empfindungen betreffen nicht bloß die Sehnen usw. der bewegenden Muskeln, sondern auch diejenigen der Antagonisten, welche ja bei jeder Bewegung beeinflußt werden müssen. Bei passiver Bewegung folgen die Sehnen einfach dem Zuge; die einen werden entspannt, die anderen stehen nur unter dem tonischen Widerstand ihrer eigenen Muskeln.

Bei aktiven Bewegungen haben wir noch, besonders wenn das zu bewegende Glied belastet ist, die Vorstellung der Schwere und des Widerstandes. Bei dem Zustandekommen dieser Vorstellung haben wir wieder in erster Linie an die Gelenk- und Sehnennerven zu denken — der Druck der Gelenkflächen wie die Spannung der Sehnen wird sich natürlich verschieden gestalten je nach dem Widerstand, bzw. ob das zu tragende Gewicht größer oder kleiner ist.

Jacobj hat die Aufmerksamkeit auf noch einen Umstand gelenkt, dem er für die Unterscheidung der Größe gehobener Gewichte eine große Bedeutung zuschreibt, nämlich die Vergleichung der Größe der angewandten Innervationskraft mit der Latenzdauer der Bewegung, d. h. der Zeit, welche zwischen der gewollten Bewegung und dem wirklichen Eintritt derselben verstreicht. Die Latenzdauer der Bewegung ist nach ihm von der Größe der zur Anwendung gebrachten Innervationskraft abhängig, bei gleicher Innervationskraft aber proportional der Größe des gehobenen Gewichtes, so daß einer bestimmten Latenzdauer bei einem gegebenen Gewicht auch eine bestimmte Innervationskraft entspricht.

Die sensiblen Nerven der Haut scheinen bei den Bewegungsempfindungen, welcher Art sie auch sein mögen, im allgemeinen nur eine untergeordnete Bedeutung zu haben, obgleich wir nicht leugnen können, daß ja die z. B. bei der verschiedenen Lage der Extremitäten auftretenden verschiedenen Hautfalten hierbei einen gewissen Einfluß auszuüben vermögen. Daß die Empfindung der Schwere wesentlich auf Druckempfindungen der Haut beruhe, wird dadurch widerlegt, daß bei Ausschaltung der Hautempfindlichkeit die Schwereempfindung unverändert bleibt.

Bei der Empfindung von Widerstand gegen eine Bewegung scheint indes die Hautsensation zur quantitativen Verfeinerung, sowie zur

Lokalisation der Widerstandsempfindung und damit zur deutlicheren Gestaltung des Gesamteindruckes nicht unwesentlich beizutragen (Goldscheider und Blecher).

Bei den Gesichtsmuskeln und dem Levator palpebrae sup. entstehen bei der Kontraktion deutliche Hautempfindungen, welche uns über die Verschiebungen der Weichteile belehren (Goldscheider).

Die Lageempfindungen der Extremitäten entstehen aus Haut-, Sehnen- und vielleicht auch Gelenkempfindungen. Durch Verbindung namentlich mit optischen Erinnerungsbildern erzeugen sie die Lagevorstellungen. Die Muskelsensibilität scheint zur Lagewahrnehmung der Extremitäten wenig beizutragen, spielt aber bei den Augenmuskeln eine wesentliche Rolle.

Die obige Darstellung muß wesentlich als ein den jetzt vorliegenden Erfahrungen entsprechendes Schema aufgefaßt werden, dessen Details hier nicht weiter ausgeführt werden können.

Angesichts der komplizierten Natur der Bewegungs- usw. Empfindungen oder richtiger Vorstellungen ist es sehr natürlich, daß unter Umständen vielfache Täuschungen auftreten müssen. So finden wir z. B., daß von verschieden großen, aber gleich schweren Gegenständen die größeren als weniger schwer als die kleineren aufgefaßt werden, was wahrscheinlich darauf zurückgeführt werden kann, daß der große Gegenstand eine zu starke Hebeanstrengung veranlaßt (Flournoy). — Eine kleine, sehr dünne hohle Kugel erscheint, wenn sie zwischen zwei Fingern abgetastet wird, bei abgewandten Augen viel kleiner, als sie in der Tat ist, was von ihrer geringen Schwere erklärt wird. — Wenn man mit geschlossenen Augen intendiert, die beiden Hände eine gleich lange Strecke — gleichgültig in welcher Richtung — zu bewegen, so ist dies nur möglich, wenn die beiden Hände von einer mittleren Lage ausgehen. Je mehr die tätigen Muskeln zu Beginn der Bewegung schon verkürzt sind, um so kleiner fällt, bei dem Willen, Bewegungen von gleichem Umfange auszuführen, die wirklich ausgeführte Bewegung aus; sie ist aber um so größer, je mehr die Muskeln zu Beginn der Bewegung verlängert waren. Hierbei spielt die Spannung der Muskeln keine Rolle (Loeb). — Hält man einen mit irgendeinem Gegenstand belasteten Faden in der Hand und läßt diese nun eine langsame Abwärtsbewegung machen, bis der Gegenstand auf einer Unterlage zum Aufsitzen kommt, so hat man in demselben Augenblick das deutliche Gefühl eines Widerstandes, welches der Raumlage des schweren Gegenstandes entsprechend nach außen lokalisiert wird. Hat letzterer eine genügende Schwere, so entsteht der Eindruck, als ob man mit einem festen Stabe unten aufstoße. Die Erscheinung erklärt sich dadurch, daß die den Gegenstand haltenden Finger durch Muskelspannung äquilibriert werden, welche letztere bei der Entlastung noch fortdauert. Infolgedessen treffen die in Fortbewegung begriffenen Finger im Moment der Entlastung auf einen Widerstand von der Größe der Muskelspannung, d. h. des bis dahin wirkenden Gewichtes (Goldscheider). — Wenn man wiederholt ein schweres Gewicht hebt und dann zu einem leichteren Gewicht übergeht, erscheint letzteres auffallend leicht (Fechner). Offenbar beruht dies darauf, daß die Impulse zum Heben des schweren Gewichtes so eingeübt waren, daß sie zunächst auch beim Heben des leichten von selbst eintraten (G. E. Müller).

§ 2. Die physiologische Bedeutung der Tast- und Bewegungsempfindungen.

Bei der Darstellung der Empfindungen von Druck und Berührung konnte ich ihre physiologische und psychologische Bedeutung nicht näher besprechen, weil die Ausbildung der sich an dieselben knüpfenden Vorstellungen in sehr naher Beziehung zu den Bewegungsempfindungen steht. Ich werde diese daher hier im Zusammenhang darstellen und folge dabei wesentlich den Ausführungen von Helmholtz.

Wir nehmen an, daß ein Mensch ohne alle Erfahrung sei und auch die Wirkungen seiner Innervationen nicht weiter kenne, als insofern er gelernt habe, wie er durch Nachlaß einer ersten Innervation oder durch Ausführung eines zweiten Gegenimpulses sich in den Zustand wieder zurückversetzen könne, aus dem er durch den ersten Impuls sich entfernt hat. Da dieses gegenseitige Sichaufheben verschiedener Innervationen ganz unabhängig ist von dem, was dabei wahrgenommen wird, so kann der Beobachter finden, wie er das zu machen hat, ohne vorher irgendwelches Verständnis von der Außenwelt erlangt zu haben.

Ein solcher Beobachter befinde sich zunächst einmal einer Umgebung von ruhenden Objekten gegenüber. Dies wird sich ihm erstens dadurch zu erkennen geben, daß, solange er keinen motorischen Impuls gibt, seine Empfindungen unverändert bleiben. Gibt er einen solchen (bewegt er die Augen oder die Hände, oder schreitet er fort), so ändern sich die Empfindungen; und kehrt er dann durch Nachlaß oder den zugehörigen Gegenimpuls in den früheren Zustand zurück, so werden sämtliche Empfindungen wieder die früheren.

Zu einer gewissen Zeit ist also unser Beobachter an einen gewissen Kreis von Objekten gebunden, aus dem er aber jedes einzelne in jedem ihm beliebigen Augenblick durch Ausführung der betreffenden Bewegung herauswählen kann. Dadurch erscheint ihm jedes einzelne aus dieser Gruppe der Objekte als bestehend in jedem Augenblick dieser Zeitperiode. So wird also die Vorstellung von einem dauernden Bestehen von Verschiedenem gleichzeitig nebeneinander gewonnen werden können. Das „Nebeneinander“ ist aber eine Raumbezeichnung, die durch die Assoziation der Bewegungs- mit anderen Empfindungen herausgebildet werden kann.

Zu anderen Zeiten ist der Kreis der Objekte für dieselbe Gruppe von Willensimpulsen ein anderer geworden. Es scheiden sich also diejenigen Veränderungen, die wir durch bewußte Willensimpulse hervorbringen und rückgängig machen können, von solchen, die nicht Folge von Willensimpulsen sind und durch solche nicht beseitigt werden können.

Durch das Entlangführen des tastenden Fingers an den Objekten lernen wir die Reihenfolge kennen, in der sich ihre Eindrücke darbieten; diese Reihenfolge erweist sich unabhängig davon, ob man mit diesem oder jenem Finger tastet; sie ist ferner keine einläufig bestimmte Reihe, deren Elemente man immer wieder vor- oder rückwärts in derselben Ordnung durchlaufen müßte, um vom einen zum anderen zu kommen, also keine linienförmige Reihe, sondern ein flächenhaftes Nebeneinander. Der tastende Finger kann noch mittels anderer motorischer Impulse, als die sind, die ihn längs der tastbaren Fläche verschieben, vom einen zum anderen Punkt derselben kommen, und verschiedene tastbare Flächen verlangen verschiedene Bewegungen, um an ihnen zu gleiten. Dadurch ist für den Raum, in dem sich der Tastende bewegt, eine höhere Mannigfaltigkeit verlangt als für die tastbare Fläche, es wird die dritte Dimension hinzutreten müssen.

So wäre die Kenntnis von der Raumanordnung des nebeneinander Bestehenden zu gewinnen. Größenvergleichungen würden durch Beobachtungen von Kongruenz der tastenden Hand mit Teilen oder Punkten von Körperoberflächen dazukommen und das Lokalisationsvermögen der Haut durch tastende Bewegungen immer feiner ausgebildet werden.

Kurz, sowohl unsere Raumvorstellungen als auch unsere Vorstellungen von Druck, Berührung usw. werden durch das Zusammenwirken der Bewegungs- und Tastempfindungen ausgebildet. Sogar bei den einfachsten Tastvorstellungen treten die durch die Druck-, Temperatur-, Gelenk-, Muskel- usw. Nerven vermittelten Empfindungen zusammen, deren gegenseitiger Anteil an der betreffenden Vorstellung nur nach einer eingehenden Analyse festgestellt werden kann. — Auch für die Entwicklung unserer Gesichtsvorstellungen spielen die Bewegungsempfindungen eine maßgebende Rolle (vgl. Kap. XXI).

Neben dieser psycho-physischen Bedeutung der Druck- und der Bewegungsempfindungen haben diese auch eine sehr wesentliche, rein physiologische Aufgabe.

Die Bewegungsempfindungen, in des Wortes weitester Bedeutung, sind für die Regulierung aller unserer Körperbewegungen von der allergrößten Wichtigkeit. Wenn sie für irgendeinen Körperteil wegfallen oder an Intensität und Feinheit abnehmen, so treten bedeutende Störungen in der Koordination der Bewegungen des betreffenden Körperteils auf. Es entstehen hierdurch vor allem diejenigen krankhaften Symptome, welche als Ataxie bezeichnet und kurz als eine Störung in dem harmonischen und zweckmäßigen Zusammenwirken der Muskulatur definiert werden.

Eine der am häufigsten vorkommenden Formen der durch eine Läsion zentripetaler Leitungsbahnen entstehenden Ataxie ist der bei der Tabes dorsalis vorkommende ataktische Gang, welcher sich dadurch kennzeichnet, daß das nach vorn schwingende Bein sich nicht in ruhiger, leicht gekrümmter Haltung am stehenden vorbei bewegt, sondern in gestreckter, ja auch hyperextendierter Lage heftig nach vorn geschleudert und stampfend mit der Ferse auf den Boden aufgesetzt wird. Der Gang ist zugleich

breitbeinig, der Oberkörper wird in starke Schwankungen versetzt, und der Körper gerät leicht in Gefahr, das Gleichgewicht zu verlieren.

Da die Koordination der Muskeln nicht bloß zur Bewegung der Glieder, sondern auch zur Haltung derselben erforderlich ist, macht sich die Ataxie unter Umständen auch beim Stehen geltend. Daher haben die Ataktischen die Neigung, die Beine breit zu stellen, um die Unterstützungsfläche zu vergrößern. Läßt man die Füße schließen, so tritt ein Schwanken des Körpers, bzw. Hinfallen ein, besonders wenn man die Augen schließen läßt und damit die Kontrolle des Gesichtssinnes ausschaltet. (Nach Leyden und Goldscheider.)

Andere Beispiele der Bewegungsstörungen beim Ausfall der zentripetalen Erregungen sind folgende. Zwei Patienten, deren Bewegungsempfindungen aufgehoben waren, konnten mit der Hand ergriffene Gegenstände nur festhalten, solange sie die Augen darauf gerichtet hielten: bei Abwendung des Blickes ließen sie dieselben fallen (Bell, Maudsley). — Ein Kranker kannte, infolge von Anästhesie, weder bei aktiver noch bei passiver Bewegung die Lage seiner Glieder, falls er nicht hinsah. Derselbe konnte ein schweres Objekt, wenn er es sah, leicht aufheben; dagegen fiel die Muskelkontraktion zu energisch, bzw. zu wenig energisch aus, wenn er am Sehen gehindert wurde. In letzterem Falle konnte er auch das Gewicht nicht annähernd abschätzen, vielmehr schien ihm alles ohne Gewicht zu sein (Landry). — Ein Kranker, welcher infolge einer Stichverletzung des Halsmarkes am rechten Arm alle Sinnesqualitäten verloren hatte, war nicht imstande, bei geschlossenen Augen die Hand in einer bestimmten Stellung zu halten, vielmehr ging diese allmählich in eine gekrümmte Haltung über, ohne daß der Patient davon etwas wußte (Strümpell).

Die zuletzt zitierten Beispiele deuten an, daß die Bedeutung der zentripetalen Nerven für die Bewegungen noch umfassender ist, als wir sie bis jetzt dargestellt haben, und Versuche an Tieren bestätigen diese Schlußfolgerung in der schönsten Weise.

Tauben, an denen die hinteren (zentripetalen) Wurzeln des einen Flügels durchschnitten sind, halten ihre Flügel beiderseits gleich, auch können sie beim Fluge die beiden Flügel benutzen, und im allgemeinen sind diejenigen Bewegungen des empfindungslosen Flügels, bei denen der normale Flügel mitbewegt wird, noch gut erhalten. Werden aber die Hinterwurzeln der beiden Flügel durchschnitten, so ist das Flugvermögen dauernd aufgehoben, indem die Tiere Flügelschläge in einer zum Fliegen geeigneten Frequenz nicht ausführen können; ihnen sind nunmehr nur vereinzelte Schläge oder auch gar keine möglich. Hier tritt keine Kompensation ein, auch wenn die Tiere noch so lange am Leben bleiben. — Die Durchschneidung der hinteren Wurzeln eines Beines hebt anfangs das Stehen und Gehen auf. Allmählich gewinnen die Tiere diese Fähigkeiten wesentlich wieder, wobei das Ohrlabyrinth (vgl. unten S. 124) von maßgebender Bedeutung ist, denn nach einseitiger Labyrinthexstirpation büßen die Tiere an Sicherheit im Stehen und Gehen sehr wesentlich ein, und wenn auch das zweite Labyrinth entfernt wird, so ist die erworbene Kompensation vollständig aufgehoben, und nur sehr langsam tritt eine neue Kompensation auf. Nach doppelseitiger Durchschneidung der hinteren Wurzeln der Beine sind die Tiere dauernd unfähig, sich auf die Beine aufzurichten; bei ihren Bemühungen, dies zu tun, werden nur die vorgestreckten Füße vor die Brust erhoben (Trendelenburg).

Nach Durchschneidung der zentripetalen Wurzeln, welche eine hintere Extremität versorgen, wird beim Hund nach vollständiger Erholung zwar die betreffende Extremität beim Gehen ataktisch mitbenutzt, die Bewegungsstörung ist aber so hochgradig, daß der Hund nicht imstande ist, auf drei Beinen zu laufen, wenn man ihm das gesunde Hinterbein hochbindet. Er kann sich noch erheben und benutzt das meist nach rückwärts extendierte Bein als Stütze, während er mit den vorderen vorwärts strebt;

macht er aber mit den Hinterbeinen einen Schritt, so schwankt er zur Seite und fällt hin (H. E. Hering).

Bickel hat über denselben Gegenstand ausführliche Beobachtungen gemacht und dabei unter anderem folgendes gefunden. Ein Hund, an welchem die sensiblen Wurzeln für ein Hinterbein durchschnitten waren, benutzte das gefühllose Bein fast niemals ganz regelmäßig beim Laufen. Es ereignete sich immer wieder, daß er es, nachdem er einige Schritte getan hatte, einen oder zwei Schritte nachschleifen ließ, daß er es dann wieder für kürzere oder längere Zeit gebrauchte, um es darauf vielleicht abermals für Augenblicke in Untätigkeit verharren zu lassen. Dies wechselte unregelmäßig, und es schien mitunter so, als ob der Hund die Benutzung seiner gefühllosen Extremität zeitweise einfach „vergessen" hätte. Das normale Bewegungsvermögen des gefühllosen Beines war jedoch dabei vollkommen erhalten.

Hunde, welchen die sensiblen Wurzeln für die beiden Hinterbeine durchtrennt wurden, sind nach der Operation unfähig zu gehen und schleifen die Extremitäten wie überhaupt das ganze Abdomen bei der Lokomotion mit den Vorderbeinen nach; sie müssen daher das Gehen erst allmählich erlernen. Zuerst werden die über den Boden hinrutschenden Beine abwechselnd gestreckt und gebeugt, ohne jedoch zur Fortbewegung eigentlich benutzt zu werden; die Dorsalseite der Zehen ist dabei nach unten gekehrt. Das zweite Stadium ist dadurch charakterisiert, daß die Hinterbeine wieder zeitweilig als wirkliche Stütze des Körpers verwandt werden und daß das Tier dieselben bei seiner Lokomotion in tiefer Kniebeuge zu richtigen Gehbewegungen verwendet. Der Gang erhält so ein kriechendes Aussehen, da die Unterschenkel gewöhnlich fast ihrer ganzen Länge nach mit dem Fuß auf dem Boden aufgesetzt werden. Allmählich strecken sich die Hinterbeine immer mehr und mehr, und nach etwa 3—4 Wochen sind dann bei gelungenen Versuchen nur noch verhältnismäßig wenige Abnormitäten vorhanden. Bei raschen Wendungen im Laufe, auch wenn dieselben auf der Stelle und aus der Ruhelage ausgeführt werden, erleidet der Hinterkörper Gleichgewichtsschwankungen. Es treten ganz abnorme Bewegungen des Hinterkörpers und der Hinterbeine auf, welche zum Teil als Schleuderbewegungen aufzufassen sind, die der Vorderkörper veranlaßt und denen der Hinterkörper nicht, wie beim normalen Tier, Widerstand leistet; teilweise handelt es sich auch um ein vorübergehendes Ausbleiben derjenigen Bewegungen, die den Hinterkörper tragen helfen, so daß er dann vermöge seiner Schwere zu Boden sinkt. Der Hund vermag sich selbst längere Zeit auf den Hinterbeinen zu halten und darauf herumzutanzen, ohne daß er das Gleichgewicht verliert und hinfällt. Wenn er ruhig dasteht, findet man häufig das Fußgelenk des einen oder anderen Hinterbeines umgeschlagen, so daß die Dorsalseite der Zehen den Boden berührt, während die Plantarfläche nach oben schaut. In der Bewegung wird jedoch der Fuß fast stets richtig aufgesetzt. Die Treppe läuft der Hund wie ein normales Tier hinauf und wieder herunter. Einen Zaun von 25—30 cm Höhe überspringt er, ohne mit den Hinterbeinen anzustoßen usw.

Es tritt also eine sehr vollständige Kompensation der durch die Operation hervorgerufenen Störungen ein. Dies dürfte, wie auch J. R. Ewald bemerkt, in der Weise zustande kommen, daß neue vom Tiere bisher nicht gebrauchte Hilfsmittel zur Regulation der Bewegungen herangezogen werden. Für diese Deutung spricht vor allem der Umstand, daß die im großen und ganzen so wenig gestörten Bewegungen des Tieres sogleich in hohem Grade abnorm werden, wenn die Kontrolle des Gesichtssinnes ausgeschlossen wird, wovon sich Bickel überzeugt hat, wenn er in einem tiefdunklen Raume das am Hinterkörper mit selbstleuchtender Farbe bestrichene Tier beobachtete. Die Bewegungsstörungen, welche sich zum Teil nach der Operation ausgeglichen hatten, traten nun wieder deutlicher hervor; der Gang erinnerte in seiner Ungeschicklichkeit an denjenigen, welchen das Tier in den ersten Wochen nach der Operation aufwies. Ganz richtig konnte sich der Hund im Dunkelzimmer nicht bewegen, auch war er nicht dazu zu bringen, sich auf seine Hinter-

beine aufzurichten, was er im hellen Raume ja noch in der schönsten Weise fertig brachte.

An Affen fand H. Munk nach Durchschneidung aller zentripetalen Nerven einer Vorderextremität, daß sich der gefühllose Arm schon am Tage der Operation nach vorgehaltener Nahrung hinstreckt, ohne daß es doch zu einer Handbewegung kommt. In den folgenden Tagen nimmt die Zahl und die Ausdehnung der isolierten Bewegungen andauernd zu, wobei durch Übung die Besserung derselben sich beschleunigen läßt; bereits nach wenigen Tagen ist das Tier wieder imstande, mit dem Arm Rübenstückchen zu ergreifen und dem Munde zuzuführen. Nach einigen Monaten wurde der Arm wieder zu beinahe allen isolierten Bewegungen benutzt, nur blieben dieselben stürmischer und plumper als die des normalen Armes, der überhaupt später stets zuerst benutzt wurde. Dagegen waren die assoziierten Bewegungen des Armes beim Gehen, Springen, Klettern usw. ganz oder doch fast ganz aufgehoben, kamen jedenfalls nicht zu nutzbringender Verwendung wieder.

Es haben also die von der Peripherie zu den nervösen Zentralorganen durch die zentripetalen Leitungsbahnen übertragenen Nachrichten nicht allein für die Koordination der Bewegungen, sondern für die Bewegungen selbst eine sehr große Bedeutung, was wohl in erster Linie davon abhängt, daß das Individuum erst durch diese Nachrichten Kenntnis davon erhält, inwiefern die intendierte Bewegung wirklich ausgeführt wurde oder nicht. In dieser Hinsicht spielen die Nerven der betreffenden Organe selber eine Hauptrolle; sie können aber durch andere Nerven, wie den Sehnerven, in einem mehr oder weniger erheblichen Grade ersetzt werden. Wenn auch diese Kompensation ausfällt, wird die Bewegungsstörung noch größer, und es läßt sich wenigstens denken, daß bei völliger Aufhebung aller zentripetalen Erregungen jede zweckmäßige motorische Leistung unmöglich wäre.

§ 3. Das innere Ohr (die Bogengänge und die Otolithensäckchen).

Das physiologische Experiment sowie die klinische Erfahrung hat, wie es scheint, mit aller Bestimmtheit nachgewiesen, daß die zentripetalen Nerven der Bogengänge und der Otolithensäckchen im inneren Ohr den nervösen Zentren Erregungen zuführen, welche für die Vorstellungen von der Lage und den Lageveränderungen des Kopfes, sowie auch in anderen Beziehungen eine sehr hervorragende Bedeutung haben.

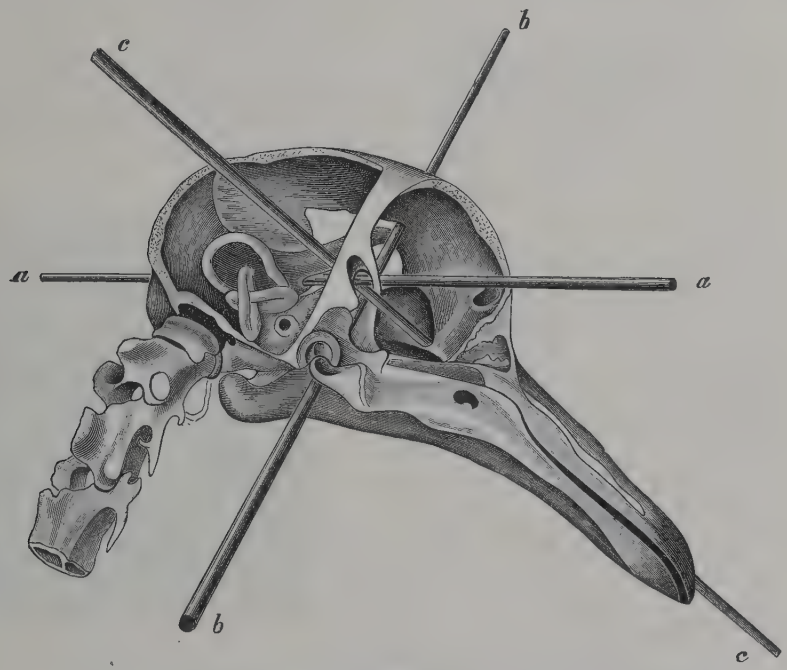
Wir werden diese Erscheinungen hier untersuchen, ohne uns vorläufig darauf einzulassen, inwiefern die betreffenden Erregungen an und für sich bewußte Empfindungen hervorrufen.

a. Anatomisches.

Ich habe nicht die Absicht, das innere Ohr hier näher zu beschreiben, sondern verweise in dieser Hinsicht auf die anatomischen Lehrbücher und will nur einige für

den gegenwärtigen Zweck wichtige Strukturverhältnisse kurz erwähnen. Das innere Ohr kann in zwei Abteilungen: die Schnecke einerseits, die Bogengänge mit dem Utriculus und Sacculus andererseits getrennt werden. Diese beiden Abteilungen haben in der Tat, wie es immer deutlicher nachgewiesen worden ist, eine ganz verschiedene Aufgabe.

Die Schnecke stellt ohne jeden Zweifel das Endorgan derjenigen Nervenfasern dar, durch deren Reizung die Gehör- und speziell die Tonempfindungen ausgelöst werden; dafür spricht außer einer großen Anzahl anderer Umstände besonders derjenige, daß die Schnecke bei den Wirbeltieren nicht vom Anfang an vorhanden ist. Bei den Fischen wird die Schnecke nur von einem ganz kleinen knopfförmigen Anhang zum Sacculus, der sogen. Lagena vertreten. Bei den Amphibien und namentlich den



Figur 48. Die Bogengänge in ihrer Lage frei präpariert, nach J. R. Ewald. Die Stäbe *a*, *b* und *c* liegen in der Augen-, Scheitel- und Schnabelachse.

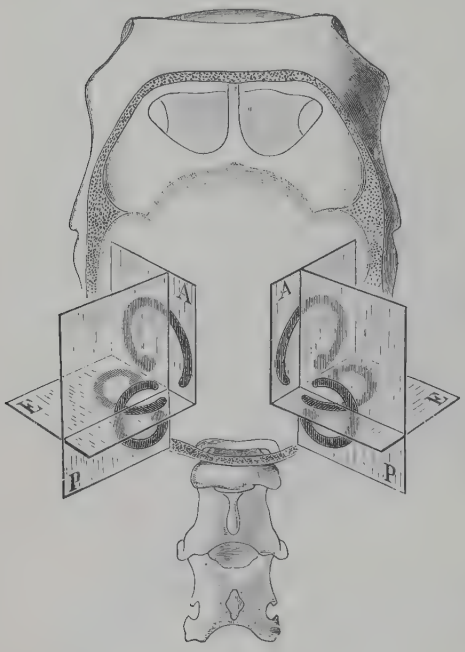
Anuren erreicht die Schnecke eine etwas höhere Entwicklung, und bei den Reptilien können wir eine regelmäßige Fortentwicklung der Schnecke von den Cheloniern und Ophidiern bis zu den Sauriern und Krokodiliern konstatieren. Erst bei den letzteren und den Vögeln erfährt die Schnecke eine Krümmung und eine schwache Spiraldrehung, um bei den Säugern ihre höchste Entwicklung zu erreichen, indem sie zu einem langen Rohr auswächst, das sich in $1\,^1/_2$—4 und mehr Spiraltouren dreht.

Die Bogengänge sind in einer sehr merkwürdigen Weise in den drei Dimensionen des Raumes angeordnet. Da sich die hierhergehörigen physiologischen Untersuchungen hauptsächlich auf die Taube beziehen, will ich, im Anschluß an J. R. Ewald, die Bogengänge gerade bei diesem Tiere beschreiben. Man unterscheidet jederseits einen Canalis externus, einen Canalis anterior und einen Canalis posterior (vgl. Fig. 48 und 49). Die beiden äußeren Kanäle liegen fast genau in derselben Ebene und ziemlich genau horizontal, wenn wir von der normalen Haltung des Kopfes mit dem Schnabel etwas nach unten gerichtet ausgehen (vgl. Fig. 48). Die

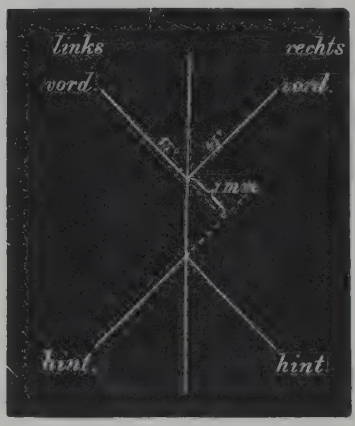
Ebenen eines Canalis post. und des Canalis ant. der anderen Seite sind ihrerseits fast genau parallel, liegen aber nicht in derselben Ebene, sondern ihre beiden Ebenen haben einen Abstand von etwa 7 mm (vgl. Fig. 50) und bilden mit der Medianebene einen Winkel von etwa 45°. Da nun dieses sowohl für den rechten Canalis ant. und den linken Canalis post., als für den linken Canalis ant. und den rechten Canalis post. zutrifft, so folgt, daß die sechs Bogengänge zusammen drei Ebenen, eine horizontale und zwei senkrecht gegen diese und untereinander stehende vertikale, bestimmen, daß sie also dem dreidimensionalen Raum entsprechend angeordnet sind.

Diese Beschreibung bezieht sich eigentlich auf das Mittelstück der betreffenden Kanäle, denn jeder Kanal liegt nicht in seinem Gesamtverlauf in einer und derselben Ebene, sondern zeigt besonders an seinen beiden Enden Abweichungen davon.

An seinem einen Ende trägt jeder Kanal eine Erweiterung, die Ampulle, welche an ihrer Crista acustica die Nervenendigungen des Kanals enthält. Die beiden Ampullen, welche demselben Kanalpaar angehören, sind so gestellt,



Figur 49.



Figur 50.

Figur 49. Schema der Bogengänge, nach J. R. Ewald. Man sieht von hinten in den geöffneten Schädel hinein. In der Ebene *A* liegt der Canal. ant., in der Ebene *E* der Canal. extern., in der Ebene *P* der Canal. post. — Figur 50. Schema der Bogengänge.

daß ein Partikelchen, welches sich in den beiden Kanälen in derselben Richtung bewegt, in dem einen nach, in dem anderen von der Ampulle her bewegt wird.

Auch in den Säckchen, Utriculus und Sacculus sind Nervenendigungen, und zwar an den Maculae acusticae enthalten.

Diese Nervenendapparate stellen Zellen dar, welche haarähnliche Ausläufer tragen und mit den letzten Verzweigungen des VIII. Gehirnnerven in Verbindung stehen. In den Ampullen sind die Haare durch eine wahrscheinlich schleimig-gelatinöse Substanz untereinander verbunden, letztere reicht aber nicht bis zur Epithelfläche herab, sondern zwischen ihr und dem Epithel besteht ein schmaler, von Endolymphe erfüllter Raum, welchen die Zellhaare vor ihrem Durchtritt in die schleimig-gelatinöse Substanz durchsetzen. — Auf den Hörhaaren der Maculae acusticae in den kleinen Säckchen ruht, von ihnen durch eine Gallertschicht getrennt, ein kleiner fester Körper, der sogen. Otolith. Alle Wirbeltiere, von den Teleostiern an, haben mit Ausnahme der Säugetiere drei

Otolithenapparate auf jeder Seite (Macul. utriculi, sacculi und lagenae); die Säugetiere haben nur zwei, indem bei ihnen die Lagena fehlt, auf deren Kosten sich die Gehörschnecke weiter entwickelt hat.

Diese drei bzw. zwei Otolithenapparate stehen in ebenso konstanten räumlichen Verhältnissen zueinander wie die drei Bogengänge, und zwar liegt die Macula utriculi in der Ebene des äußeren Kanals, die Macula sacculi in jener des vorderen, die Achse der Lagena, wo eine solche zu bestimmen ist, in der Ebene des hinteren Kanals. Breuer, dem andere Autoren indessen widersprochen haben, hebt noch hervor, daß bei manchen der betreffenden Apparate die anatomischen Anordnungen solcherart sind, daß der Otolith nur in einer bestimmten Richtung gleiten kann. Für den Utriculus sei die Gleitrichtung bei den Vögeln sicher, bei den Säugetieren wahrscheinlich von medial vorn nach lateral hinten, horizontal. Die Gleitrichtung des Sacculus sei bei den Vögeln höchstwahrscheinlich von vorn lateral nach hinten medial, bei den Säugetieren bei normaler Kopfhaltung höchstwahrscheinlich von hinten oben nach vorn unten. Die Lagena zeige bei den Vögeln eine Gleitrichtung schräg von oben nach abwärts. Bei den Säugetieren fehlt sie, und hier ist eben die Gleitrichtung des Sacculus an ihre Stelle getreten, indem nun diese von oben nach abwärts verläuft.

Man stellte sich lange vor, daß die Bogengänge und die kleinen Säckchen für die Auffassung des Geräusches, d. h. eines nicht in regelmäßig periodischen Schwingungen tönenden Schalles, in Anspruch genommen würden, während die musikalischen Töne die nervösen Endapparate der Schnecke erregen sollten. Andererseits wollte man diesen Abschnitten des inneren Ohres jede Beteiligung an den Gehörempfindungen absprechen und faßte sie als periphere Organe ganz besonderer Art, die mit dem Gehör nichts zu tun hätten, auf.

Da die Schnecke der Fische nur sehr rudimentär ist, waren Untersuchungen über das Hörvermögen der Fische für die Entscheidung dieser Frage äußerst wichtig. Die Beobachtungen Kreidls an Goldfischen schienen nun in der Tat zu beweisen, daß diese Tiere überhaupt kein Gehör besäßen, und daß ihre angebliche Reaktion auf Schallreizung nur durch die Einwirkung kräftiger Schallwellen auf die Haut hervorgerufen würde. Demgegenüber teilten andere Autoren Beobachtungen mit, aus welchen sie schlossen, daß das Gehörorgan der Fische durch Schallwellen erregt werden kann, und Parker gibt an, daß Mustelus canis nach Durchschneidung der zugänglichen Hautnerven und Kokainisierung der übrigen Partien der Haut noch auf Schall reagiert. Gegen diese Versuche sind indes verschiedene Einwendungen gemacht worden, und nach Körner hatten unter Wasser erzeugte, einmalige laute knackende Geräusche von verschiedener Stärke und Höhe bei 25 von ihm untersuchten Fischarten nicht die geringste Reaktion zur Folge, wie auch Bernoulli an freilebenden Exemplaren von Forelle, Aal und Zander in keinem einzigen Falle eine Reaktion auf Schalleindrücke beobachten konnte.

Während also die Versuche über das Hören der Fische zu widersprechenden Ergebnissen geführt haben, liegen von einer anderen Seite her, wie es scheint, ganz eindeutige Angaben über die Erregung des Acusticus durch Töne vor. Am ausgeschnittenen Hechtkopf hat nämlich Piper bei Ableitung des Sacculus zum Galvanometer einen Aktionsstrom nachgewiesen, welcher jedesmal erschien, wenn das Gehörorgan durch Töne von Membranpfeifen gereizt wurde, während schallose Erschütterung des Präparates keine Stromschwankung im Gefolge hatte.

Durch diese Beobachtungen dürfte es daher als erwiesen erachtet werden können, daß bei den Fischen das innere Ohr für Ton-

schwingungen erregbar ist. Ob dies für alle Teile desselben oder nur für die Otolithensäckchen gilt, ist damit nicht festgestellt, auch liegt hierin, meines Erachtens, noch kein Beweis dafür, daß die Bogengänge usw. bei diesen Tieren wirklich als Gehörorgan tätig sind, bzw. daß sie bei den höheren Tieren das periphere Organ für die Geräusche darstellen, und es ist immer noch nicht leicht zu ersehen, wie die durch Schleim untereinander verbundenen Haare der Cristae acusticae von den Schallwellen sollen erregt werden können (Breuer). Wenn aber auch diese Teile des inneren Ohres eine akustische Aufgabe haben sollten, kommt ihnen daneben, wie aus folgender Darstellung hervorgeht, außerdem eine große Bedeutung für unsere Bewegungs- und Lageempfindungen zu, weshalb es angezeigt ist, diesen Teil der Physiologie des inneren Ohres in diesem Kapitel zu behandeln.

b. Die experimentelle Ausschaltung der Bogengänge.

Im Jahre 1828 veröffentlichte Flourens eine Mitteilung über die Erscheinungen, welche nach Zerstörung der Bogengänge bei der Taube eintreten. Nach Durchschneidung eines Bogenganges beobachtete er eigentümliche pendelartige Bewegungen des Kopfes in der Ebene des durchschnittenen Bogenganges. Fand also die Durchschneidung eines horizontalen Kanals statt, so wurde der Kopf in der horizontalen Ebene unaufhörlich hin- und hergedreht usw. Diese Bewegungen hörten bald auf; wurde aber der entsprechende Bogengang der anderen Seite durchschnitten, so stellten sich die betreffenden Bewegungen wieder ein und zwar mit einer noch größeren Intensität. Sie traten anfallsweise auf, wenn das Tier in irgendeiner Weise beunruhigt wurde. Die Tiere konnten nicht mehr fliegen und nur schwierig das Futter selbst zu sich nehmen. Allmählich verbesserten sich die Symptome; aber auch in den best gelungenen Fällen traten nach mehreren Wochen dann und wann die pendelartigen Bewegungen des Kopfes auf (Cyon). Diese Störungen konnten daher nicht als Reizungssymptome gelten, sondern müssen als Ausfallserscheinungen aufgefaßt werden (Goltz), was übrigens auch dadurch bestätigt wurde, daß die Bepinselung der Bogengänge mit Kokaïn genau dieselben Erscheinungen als deren Durchschneidung hervorrief (Ch. Koenig, Gaglio).

Von einigen Seiten ist zwar betont worden, daß die betreffenden Störungen unabsichtlichen Nebenverletzungen des Kleinhirns ihr Entstehen verdanken; diese Deutung ist indes durch vielfache, äußerst sorgfältige Versuche, unter welchen die von J. R. Ewald besonders zu erwähnen sind, definitiv widerlegt; im Kleinhirn lassen sich keine Degenerationserscheinungen nachweisen (Marx, Trendelenburg), und wir haben daher bei der folgenden Darstellung von der Tatsache auszugehen, daß die Zerstörung der Bogengänge von eigentümlichen Störungen, vor allem in den Bewegungen begleitet wird.

Eine nähere Darstellung der von den verschiedenen Autoren über die Physiologie der Bogengänge gewonnenen Erfahrungen kann hier nicht gegeben werden. Ich will

nur die allerwichtigsten Tatsachen zusammenstellen und stütze mich hierbei wesentlich auf J. R. Ewald, welcher vor einigen Jahren die Erfahrungen seiner Vorgänger eingehend geprüft und vielfach erweitert hat.

Unmittelbar nach der Entfernung sämtlicher Bogengänge vermögen Tauben sich nicht mehr aufrecht zu erhalten, auch können sie nicht liegen bleiben; überhaupt ist es ihnen unmöglich, irgendwelche kombinierte Bewegung auszuführen oder eine gegebene Stellung zu bewahren. Alle Muskeln sind gewaltsam kontrahiert, und die Tiere führen die heftigsten Bewegungen aus. Nach drei bis vier Tagen sind die krampfartigen Anfälle weniger heftig; allmählich lernen die Tauben in bestimmten Stellungen ruhig zu verharren, und einige Monate nach der Operation ist ihr Zustand wieder ziemlich normal (Cyon). Ja, Tiere, die eine längere Zeit (etwa $1^1/_2$ Jahre) die totale Exstirpation überstanden haben, erlangen sogar ihr Flugvermögen, allerdings nur zum Teil, wieder. Sie fliegen indessen nie spontan auf, ermüden sehr bald und stoßen leicht gegen die Wand (v. Marikovszky).

Figur 51. Nach J. R. Ewald.

Außerdem zeigen sämtliche Muskeln bei solchen Tieren eine abnorme Schlaffheit, die Tiere haben eine große Unlust sich zu bewegen, auch ist ihr Vermögen herabgesetzt, die Lage ihres Körpers zu erkennen (Ewald).

Die von der Operation bedingte Muskelschwäche wird unter anderem durch folgende Beobachtung demonstriert. Eine kleine Bleikugel von 20 g ist an einem Faden aufgehängt und wird mittels etwas Modellierwachs an dem Schnabel der labyrinthlosen Taube befestigt. Hängt die Kugel vorn, so zieht sie den Kopf zwar stark nach unten, aber die relativ kräftige Muskulatur der Kopfheber ist doch noch imstande, sie zu heben und nach rechts oder links herum zu schleudern. Scheinbar willenlos, in Wirklichkeit kraftlos, folgt der Kopf den pendelnden Bewegungen der Kugel, bis schließlich die Schwingungen die Last einmal nach hinten über den Rücken werfen. Dann ist sofort der Kopf durch die Kugel gefesselt, denn die ihn sonst hebenden Muskeln sind zu schwach, um diese für ein normales Tier geringe Belastung zu bewältigen, und so bleibt er dauernd in der Lage, welche in Figur 51 abgebildet ist.

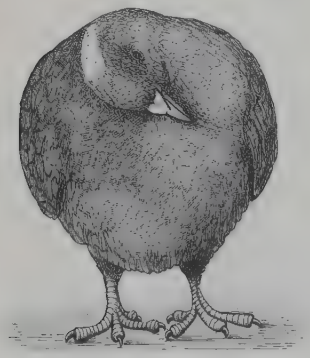
Folgender Versuch zeigt die Herabsetzung der Lageempfindungen. Bei einer labyrinthlosen Taube wird der Gesichtssinn dadurch ausgeschlossen, daß eine lederne Kappe über den Kopf gezogen wird. Der Kopf sinkt vermöge seiner Schwere nach hinten, und das Muskelgefühl gibt davon keine Kunde. Die eigentümliche Stellung kommt ohne Zweifel daher, daß bei gleichzeitiger Ausschließung des Gesichtssinns und des Labyrinths das Tier keine richtige Vorstellung von der Lage des Kopfes mehr hat.

Nach nur einseitiger Herausnahme des Labyrinthes sind die bleibenden Störungen insofern geringer, als die Tiere noch fliegen und ohne Schwierigkeit das Futter zu sich nehmen können. Sie sind aber lange nicht normal, denn es erscheinen bei ihnen eigentümliche, zuerst

von Flourens beschriebene, anfallsweise auftretende Kopfverdrehungen, welche nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation aufhören.

Während der ersten Tage nach der Operation fängt die Taube an, ihren Kopf nach der operierten Seite zu neigen. Diese Kopfverdrehung nimmt während der folgenden Zeit immer mehr zu und kann endlich eine ganze Umdrehung umfassen (vgl. Fig. 52 und 53).

Diese eigentümliche Stellung tritt auf, wenn das Tier beunruhigt wird oder versucht, eine Bewegung auszuführen, welche eine größere Anstrengung oder Genauigkeit erfordert. Daß diese Anfälle nicht von einem Krampf in den Muskeln der einen Körperhälfte bedingt sind, folgt daraus, daß bei dem Anfall überhaupt kein Krampf vorkommt, sowie daraus, daß einem Anfall vorgebeugt wird, wenn man den Kopf des Tieres nur ganz schwach unterstützt. Die Muskeln des Halses an der einen Seite sind wegen des Ausfalles des einen Labyrinthes geschwächt, und die Drehungsanfälle erklären sich dadurch, daß das Tier, beim Versuch seinen Kopf zu bewegen, nicht mit gleichmäßiger Kraft alle die Muskeln zusammenziehen kann, welche den Kopf tragen. Bei Ausschaltung des rechten Labyrinthes werden die Muskeln geschwächt, welche unter normalen Umständen das Hinüberfallen des Kopfes nach rechts verhindern.



Figur 52.

Figur 53.

Figur 52. Beginnende Kopfverdrehung einer einseitig labyrinthlosen Taube, etwa 5 Tage nach der rechts ausgeführten Operation, nach J. R. Ewald. — Figur 53. Kopfverdrehung der einseitig labyrinthlosen Taube etwa 20 Tage nach der rechts ausgeführten Operation, nach J. R. Ewald.

Auch bei anderen Muskeln tritt nach Ausschaltung des einen Labyrinthes eine Abnahme der Leistungsfähigkeit auf, und nach Ewald steht jedes Labyrinth mit sämtlichen willkürlichen Muskeln des Körpers durch Vermittlung des zentralen Nervensystems in Verbindung, vorzugsweise aber mit den Muskeln der gekreuzten Körperseite, und hier wiederum am engsten mit denjenigen, welche den Kopf und die Wirbelsäule bewegen. Dementsprechend würden die Muskeln jeder Körperseite gegebenen Falls vorzugsweise von dem jeweils gegenüberliegenden Labyrinth zur Tätigkeit angeregt werden. In Übereinstimmung hiermit steht auch die Tatsache, daß jedes der beiden Labyrinthe die Starre der Muskeln, mit denen es enger zusammenhängt, beschleunigt.

Bei verschiedenen Tierarten ruft die Ausschaltung des Labyrinthes etwas verschiedene Störungen hervor. Beim Kaninchen stellt sich nach ein-

seitiger Labyrinthexstirpation eine Rollung des ganzen Körpers um dessen Längsachse nach der operierten Seite ein. Diese Rollung ist davon bedingt, daß die Beine an der nichtoperierten Seite gestreckt werden, und infolgedessen rotiert das Tier nach der entgegengesetzten Seite und kommt endlich auf den Rücken zu liegen. Das Tier strebt aus dieser Lage wieder auf die Beine zu kommen; sobald ihm dies aber geglückt ist, rotiert es wieder herum. Die Beine der operierten Seite bleiben während der ganzen Zeit ruhen.

Nach einseitiger Exstirpation des Labyrinths zeigt der Hund, nach Beyer und Lewandowsky, vor allem eine auffallende Unlust, sich zu bewegen und scheint das Bestreben zu haben, sich, wenn möglich, mit der operierten Seite anzulehnen; der Kopf ist häufig nach der operierten Seite gewendet und derartig gedreht, daß diese Seite nach unten sieht. Das Tier hat ferner eine sichtliche Scheu, sich nach der operierten Seite zu wenden, fällt auch manches Mal nach dieser Seite beim Laufen usw. Auch tritt an beiden Augen ein Nystagmus auf, der besonders nach der nicht operierten Seite schlägt. Diese Erscheinungen gehen allmählich zurück, und nach ein bis zwei Wochen zeigt das Tier nur ganz geringfügige Störungen. In keinem Stadium nach der Operation konnten Differenzen in der Kraft oder im Tonus der Muskeln beider Körperhälften beobachtet werden.

Wenn nun auch das zweite Labyrinth entfernt wurde, steigerte sich die schon erwähnte Unlust in der Fortbewegung ganz erheblich; der Gang war eigentümlich unsicher und steif, zugleich auch langsamer und vorsichtiger, die Schritte kleiner als normal; nur ungern wollte das Tier die Treppe hinuntergehen und suchte sich jedenfalls dabei mit einer Seite an der Mauer zu stützen. Auch war es schwer, den Hund dazu zu bewegen, auch nur aus geringer Höhe hinunterzuspringen, und er setzte selbst über verhältnismäßig niedrige Barrieren nicht wie normal im Sprung hinweg. Sehr auffallend war die Schwäche der Halsmuskulatur, die sich durch das Schwanken des Kopfes und dessen Pendeln beim Schütteln des Tieres kundgab. Indessen konnte in keinen anderen Muskeln eine Abschwächung des Tonus nachgewiesen werden. Die Störungen besserten sich nach kurzer Zeit, und nur die eigentümliche Losigkeit des Kopfes blieb als deutliches Symptom bestehen.

Der Umfang der Störungen, welche die Ausschaltung des Labyrinthes bewirkt, gestaltet sich also bei verschiedenen Tierarten etwas verschiedenartig, und zwar ist er wesentlich von der Genauigkeit bedingt, mit welcher die Muskeltätigkeit bei verschiedenen Tieren geregelt werden muß, um zum beabsichtigten Ziele zu führen. In dieser Hinsicht bietet die folgende Zusammenstellung von Ewald ein großes Interesse dar. Sie bezieht sich auf die Störungen, welche bei verschiedenen Vögeln am ersten Tage nach doppelseitiger Durchschneidung eines Kanals erscheinen.

Grad der Störung	Flug	Springen	Hüpfen	Gehen	Schwimmen	Stehen
1. Sehr stark	Schwalbe					
2. Stark	Sperling	Rabe				
3. Mittel	Taube, Rabe	Sperling	Rabe, Sperling			
4. Schwach	Huhn			Rabe, Taube, Huhn		
5. Verschwindend	Gans			Gans	Gans	Rabe, Huhn, Sperling, Taube, Gans

Dementsprechend hat Laudenbach bemerkt, daß sich (bei Vögeln) ein direktes Verhältnis zwischen der relativen Entwicklung der Bogengänge und der Geschicklich-

keit, mit welcher die Tiere ihre im Kampfe ums Dasein notwendigen Bewegungen ausführen, vorfindet.

Die allmähliche Besserung der nach der doppelseitigen Labyrinthexstirpation entstehenden Störungen kommt der Hauptsache nach wohl daher, daß das Tier sich allmählich daran gewöhnt, seine Bewegungen auch ohne Beihilfe der durch die Bogengänge usw. vermittelten zentripetalen Erregungen zu regulieren.

Hierbei scheint das Großhirn eine wesentliche Rolle zu spielen. Bei Tauben, an welchen das Großhirn exstirpiert wurde, rief die einseitige Labyrinthausschaltung den gewöhnlichen Symptomenkomplex hervor, die Störungen, besonders die Anfälle der Verdrehung, glichen sich aber nicht aus. Am Hund hat J. R. Ewald, nachdem die durch doppelseitige Exstirpation des Labyrinthes auftretenden Symptome möglichst verbessert worden waren, die motorische Zone auf den beiden Körperseiten ganz oberflächlich zerstört. Nach dieser Operation zeigte der Hund Störungen der schwersten Art; er konnte jetzt nicht mehr springen, laufen noch gehen, auch nicht mehr stehen, ja nicht einmal auf Bauch und Brust liegen. Er lag vielmehr auf der einen oder anderen Körperseite und führte mit den Extremitäten die heftigsten Bewegungen aus, ohne sich aus dieser Lage aufrichten zu können. Dabei wurde indes der Kopf in recht geschickter Weise benutzt. Allmählich verbesserten sich diese Störungen, sie traten aber sogleich und zwar in genau derselben Weise wie unmittelbar nach der Operation wieder ein, wenn man den Hund in ein Zimmer brachte, welches plötzlich verdunkelt wurde. Es zeigte sich also, daß nach Ausschaltung der durch die Labyrinthe und durch die sogen. motorische Zone der Großhirnrinde vermittelten Erregungen der Hund bei der Regulierung seiner Bewegungen auf die Augen angewiesen worden war. Da nun auf der anderen Seite nach einfacher Zerstörung der motorischen Zone auch beim Ausschluß der Gesichtsempfindungen keine solchen Bewegungsstörungen nachzuweisen sind, so folgt, daß nach Ausschaltung des Labyrinthes die motorische Zone es übernimmt, soweit möglich die ausgefallenen zentripetalen Erregungen zu ersetzen; wird nun auch die motorische Zone zerstört, kann durch die Augen wiederum eine Kompensation erhalten werden, welche bei Ausschluß der Gesichtsempfindungen verschwindet.

Die Störungen, welche nach der Ausschaltung des Labyrinthes erscheinen, sind also 1. Störungen in der Koordination der Bewegungen, welche Störungen allem Anscheine nach von dem Wegfall zentripetaler Erregungen abhängig sind, und 2. eine Abnahme der Muskelkraft.

c. Die künstliche Reizung der Bogengänge.

Um die Bedeutung der Bogengänge näher feststellen zu können, machte Breuer (1874) die ersten Reizungsversuche an denselben. Diese Versuche wurden später von Ewald weitergeführt, und bei der folgenden Darstellung werde ich hauptsächlich seine Erfahrungen benutzen.

Die anatomische Beschaffenheit der Bogengänge macht nach Breuer und Mach in hohem Grade wahrscheinlich, daß die adäquate Reizung der nervösen Endapparate in den Ampullen von Strömungen der Endolymphe ausgelöst wird.

Wenn ein ringförmiges, eine Flüssigkeit enthaltendes Rohr in Rotation versetzt wird, so bleibt die Flüssigkeit wegen ihrer Trägheit anfangs nach, und im Rohr entsteht eine Flüssigkeitsströmung, bis die Flüssigkeit die Zeit gehabt hat, die Geschwindigkeit des Rohres anzunehmen. So oft eine Änderung in der Geschwindigkeit und Richtung der Rotation stattfindet, muß eine derartige Flüssigkeitsströmung auftreten. Dieselben Erscheinungen müssen selbstverständlich auch bei den Bogengängen stattfinden, und bei jeder Drehung des Kopfes muß in ihnen eine Flüssigkeitsströmung vorkommen. Die Kopfdrehung wirkt aber auf die verschiedenen Bogengänge verschieden ein, je nach der Lage der Drehungsachse im Verhältnis zu den verschiedenen Bogengängen. Eine Drehung um eine vertikale Achse wirkt fast ausschließlich auf die beiden äußeren Bogengänge. Wird der Kopf nach rechts gedreht, so entsteht rechts ein nach dem Ampullarende gerichteter und links ein von dem Ampullarende gerichteter Strom in diesen Bogengängen. Jeder Drehung des Kopfes entspricht also ein Strom von einer gewissen Richtung und Stärke in den verschiedenen Paaren von Bogengängen. Durch diese Strömungen werden nun die Hörhaare beeinflußt und dadurch die entsprechenden Nervenendigungen erregt.

Diese Konsequenzen lassen sich experimentell prüfen, indem man innerhalb eines bestimmten Kanals eine Flüssigkeitsbewegung in bestimmter Richtung erzeugt. Zu diesem Zwecke eröffnete Ewald einen knöchernen Kanal an zwei Stellen; an der von der Ampulle entfernteren brachte er eine Plombe an, wodurch also die Strömung in dem häutigen Kanal rückwärts unterbrochen wurde; in das zweite Loch setzte er einen kleinen Apparat, durch den er auf den freigelegten häutigen Kanal einen Druck ausüben konnte. Durch diesen Druck wurde natürlich die Endolymphe nach der Ampulle hin zum Strömen gebracht, da ja das andere Ende des Kanals durch die Plombe geschlossen war. Dabei machte das Tier (Taube) immer und ohne Ausnahme mit dem Kopf und den Augen eine Drehung in der Richtung der Strömung und zwar genau in der Ebene desjenigen Kanals, an welchem die Reizung ausgeführt wurde. Nach einiger Zeit brachte es den Kopf wieder in die Ausgangsstellung; wurde der Druck jetzt aufgehoben und also eine in entgegengesetzter Richtung gehende Strömung hervorgerufen, so machte das Tier wiederum eine Drehung mit dem Kopf und den Augen, dieses Mal aber in entgegengesetzter Richtung, d. h. fortfahrend in der Richtung der Flüssigkeitsströmung und in der Ebene des gereizten Kanals.

Bei diesem Versuch muß die Reizung als abnorm stark bezeichnet werden; dabei wird, wie Breuer nachgewiesen hat, die Cupula der zugehörigen Crista acustica auf der Kanalseite durch Abreißen der Haare losgewühlt, so daß sie nur durch die Haare der dem Kanal abgewandten Seite befestigt ist. Wenn die Reizung sanfter stattfindet, erscheinen lebhafte oszillierende Bewegungen des Kopfes, die nur allmählich aufhören.

Der Beweis dafür, daß die Strömungen der Endolymphe tatsächlich den normalen Reiz der Bogengänge abgeben, wird durch Rotationsversuche erhalten; bei denselben muß das Tier, um Komplikationen seitens des Gesichtssinnes vorzubeugen, geblendet sein. Bringt man eine Taube in einen Rotationsapparat, z. B. in der Weise, daß sie um eine

vertikale Achse nach rechts gedreht wird, so dreht die Taube den Kopf in horizontaler Richtung nach links, d. h. in entgegengesetzter Richtung gegen die Rotation und in gleicher Richtung wie die durch die Trägheit stattfindende Strömung der Endolymphe. Wenn der Kopf eine Strecke nach links gedreht worden ist, bewegt er sich eine Strecke nach rechts gegen die Mittellage, wird dann wieder nach links gedreht usw. In dieser Weise schwingt der Kopf ununterbrochen hin und zurück, und auch die Augen nehmen an den Bewegungen teil. Es ist nun sehr wahrscheinlich und wird durch mehrere Tatsachen bestätigt, daß die erste Phase der Bewegung eine Reaktion des Tieres gegen die Rotation darstellt; die zweite Phase wäre dann davon bedingt, daß, nachdem der Kopf genügend weit von der Mittelstellung entfernt wurde, die zentripetalen Erregungen aus den Gelenken, Muskeln usw. genügend stark geworden sind, um den Kopf gegen die Mittellage zurückzuführen.

Werden die beiden äußeren Bogengänge plombiert und also die Flüssigkeitsverschiebung in ihnen vermieden, so bleibt die Reaktion auf Rotation im Horizontalplane fast vollständig aus. Dagegen können die vorderen und hinteren Bogengänge in beliebiger Zahl ausgeschaltet werden, ohne daß die Rotationsreaktion bei Drehung um eine vertikale Achse dadurch verändert wird.

Auch an Säugetieren treten bei der Rotation die charakteristischen Augenbewegungen hervor; sie fallen nach Durchschneidung der VIII. Gehirnnerven oder der Bogengänge aus.

Nähere Aufschlüsse über die Beziehungen der einzelnen Teile des Labyrinths zu den Augenbewegungen hat Beck an der Hand von Versuchen am Meerschweinchen gegeben. Aus diesen folgt u. a., daß die horizontalen Bogengänge auf die Primärstellung der Augen (vgl. Kap. XXI, § 3, Abschn. a) einen deutlichen Einfluß ausüben; daß jeder Bogengang mit den die Hebung und Senkung bei Seitenlage ausführenden Muskeln auf beiden Seiten in Verbindung steht und zwar so, daß zur normalen Hebung und Senkung drei intakte Bogengänge einer Seite nötig sind; sowie daß die Raddrehung der Augen bei Drehung des Kopfes um seine Querachse nach oben hauptsächlich von den beiden hinteren Bogengängen ausgelöst wird (zu diesem Zwecke genügt ein hinterer Bogengang allein). Die Raddrehung der Augen bei Drehung des Kopfes nach unten geschieht ohne Beteiligung der Bogengänge und stellt wahrscheinlich einen Ausdruck der Tätigkeit der Otolithensäckchen dar.

Hieraus scheint also zu folgen, daß die Bogengänge von den Bewegungen des Kopfes und zwar aller Wahrscheinlichkeit nach durch die dabei in der Endolymphe entstehenden Strömungen beeinflußt werden; hierdurch werden die Zellhaare der entsprechenden Crista acustica gespannt und infolgedessen die zugehörigen Nervenendapparate erregt. Ihrerseits rufen diese dann reflektorische Vorgänge hervor, durch welche die Stellung des Kopfes und der Augen in gesetzmäßiger Weise verändert wird.

Die Bewegungen der Augen und des Kopfes bei der Rotation können bei geöffneten Augen auch bei labyrinthlosen Tieren auftreten. Bei Beginn der Rotation empfindet das Tier die Verschiebung des Netzhautbildes; dieser Verschiebung sucht es eben zu widerstehen, indem es bestrebt ist, das Gesehene mit den Augen festzuhalten.

Die nachher folgende ruckartige Bewegung des Kopfes nach der Richtung der Rotation ist rein reflektorischer Natur und wird wahrscheinlich von der Erregung der Netzhaut durch die schnelle Verschiebung der Netzhautbilder oder auch durch Muskelempfindungen des Halses und der Augenmuskeln ausgelöst.

Die Ausfallserscheinungen nach Ausschaltung des einen oder anderen Bogenganges, welche wir sub b zusammengestellt haben, lassen sich mit diesen Erfahrungen ohne besondere Schwierigkeit in Übereinstimmung bringen. Angenommen ein normales Tier führe gelegentlich den Kopf nach rechts oder links. Hierdurch entstehen in den beiden äußeren Bogengängen Strömungen der Endolymphe in entgegengesetzter Richtung, und diese rufen reflektorisch eine Drehung des Kopfes in der Richtung der Strömung hervor, d. h. in einer Richtung, welche der Drehung des Kopfes entgegengesetzt ist. Werden die beiden äußeren Bogengänge durch Plombieren oder Durchschneidung ausgeschaltet, so bleiben die genannten Strömungen der Endolymphe und zugleich auch die davon ausgelösten Muskelbewegungen aus: der Kopf schwingt dann nach der Seite, bis die Bewegungsempfindungen von den Gelenken usw. die kompensierende Muskelbewegung auslösen. Diese ist aber nicht so fein abgestuft, daß nicht der Kopf auf die andere Seite der Mittellinie hinüberschwingt, und infolgedessen fällt es dem Tiere schwer, wieder ins Gleichgewicht zu kommen, nachdem es einmal beunruhigt worden ist. Wenn mehrere Bogengänge gleichzeitig außer Funktion gesetzt werden, so werden auch die Schwingungen des Kopfes umfassender.

Die Schlaffheit der Muskeln erklärt sich nach Jensen vielleicht dadurch, daß das Tier seine Bewegungen ausführt, ohne daß durch diese nunmehr die normalerweise auftretenden mannigfachen Innervationen von seiten der Labyrinthe wachgerufen werden, welche in jedem Augenblick die erforderlichen Muskeln in Spannung versetzen. Nach Ewald würden dagegen von den Labyrinthen aus die Muskeln des Körpers in einem beständigen Tonus erhalten werden, dessen Wegfall nach Entfernung der Labyrinthe das Zustandekommen der Kontraktion erschwert und ihre Präzision schädigt.

Diejenigen Muskeln, welche die meiste Präzision zu der Erfüllung ihrer Aufgabe brauchen, leiden daher durch die Ausschaltung der Labyrinthe am meisten, also in erster Linie die Augenmuskeln, welche ihrerseits bei der Reizung der Labyrinthe ungemein stark bewegt werden; dann die Halsmuskulatur; geringere Präzision, aber dennoch eine sehr große, muß die Flügelmuskulatur haben, und eine noch geringere verlangen die Bewegungen der Beine.

Zur Deutung der Kopfverdrehungen bei einseitig labyrinthlosen Tauben heben Ewald und Jensen folgendes hervor. Wenn sich der Kopf bewegt, wird das übrigbleibende Labyrinth gereizt und bewirkt vorwiegend eine Kontraktion der Nacken- und Halsmuskeln auf der gekreuzten Körperseite. Der Kopf folgt ungehindert dem Zuge, da nicht, wie beim unverletzten Tier, alsbald von seiten des zweiten Labyrinthes ein kompensierender Zug in entgegengesetzter Richtung angeregt wird.

Nach der Durchschneidung der sensiblen Nerven des Hinterkörpers am Hunde treten, wie schon bemerkt (II, S. 117), Störungen auf, die in der Folgezeit sehr erheblich reduziert und ausgeglichen werden. Werden dann die beiden Labyrinthe entfernt, so erscheinen wieder Bewegungstörungen, und zwar ohne ausgeglichen zu werden. Der Hund bewegt sich allerdings auf ebener Erde ganz regelmäßig und benutzt die Hinterbeine als wirkliche Stützen seines Körpers. Sobald aber größere Ansprüche an ihn gestellt werden, wie beim Überspringen von Hindernissen, Treppengehen usw., lassen ihn seine Hinterbeine vollkommen im Stich. Der Hund beherrscht offenbar nach der doppelseitigen Labyrinthoperation nicht mehr wie früher die Muskulatur seiner asensiblen Hinterextremitäten (Bickel).

d. Die Otolithensäckchen.

Bei einer geradlinigen Bewegung kann, wie leicht einzusehen, keine Strömung in den Bogengängen zuwege gebracht werden, weil die Einwirkung der Trägheit in den beiden Hälften jedes Bogenganges gleichgroß ist und in entgegengesetzter Richtung verläuft. Dagegen scheinen, wie dies Breuer bemerkt hat, die Otolithenapparate bei solchen Bewegungen erregt werden zu können. Der Druck, welchen der Otolith auf das unterliegende nervöse Endorgan ausübt, ist von der Lage der Berührungsfläche zwischen Otolith und Epithel abhängig und variiert also bei verschiedenen Kopfstellungen und zwar, wegen der verschiedenen Anordnung der Maculae acusticae, bei den verschiedenen Otolithenapparaten in verschiedener Weise. Jeder Stellung des Kopfes würde also von einer bestimmten Kombination der durch die betreffenden Apparate ausgelösten Druckempfindungen entsprochen werden, und diese Apparate wären daher Organe für die Auffassung von der Lage des Körpers im Verhältnis zu der Lotlinie.

Zu Anfang und Ende jeder Bewegung des Kopfes, sowie bei jeder Veränderung der Bewegungsgeschwindigkeit muß außerdem, wie Breuer bemerkt, wegen der Trägheit der Otolithen eine Verschiebung derselben an dem entsprechenden Endorgan stattfinden. Wenn nun, wie dies Breuer nachzuweisen (II, S. 123) versucht hat, jeder Otolith seine besondere Gleitungsrichtung hat und diese Richtungen senkrecht gegeneinander stehen, so muß eine bestimmte Kopfbewegung die verschiedenen Otolithenapparate in verschiedener Weise beeinflussen. Durch diese Gleitung würden die zugehörigen Nervenendigungen gereizt werden, und man könnte sich daher denken, daß die Otolithenapparate die Vorstellung von geradlinigen, translatorischen Bewegungen des Kopfes und damit des ganzen Körpers vermitteln sollten.

Nach Exstirpation des Gehirns vor den Vierhügeln gerät, wie Sherrington nachgewiesen hat, das Versuchstier (Hund, Katze, Kaninchen) in einen langedauernden Streckkrampf. Durch Drehung des Kopfes in verschiedenen Richtungen werden bei einem solchen Tier bei bestimmten Stellungen Dauerregungen hervorgerufen, welche den Tonus der Extremitätenmuskeln in gesetzmäßiger Weise beeinflussen. Diese Veränderungen sind teils durch die zentripetalen Nerven der Gelenke, Sehnen und Muskeln des Halses (vgl. II, S. 111), teils durch die veränderte Kopflage, also durch das Labyrinth ausgelöst. Wenn die Bewegungen des Halses durch Eingipsen des Tieres ausgeschlossen werden, treten die durch die Lage des Kopfes im Raume bestimmten Labyrinthreflexe rein zum Vorschein. Durch diese wird der Muskeltonus in allen vier Extremitäten stets in gleichem Sinne geändert, und zwar ist der Streckkrampf maximal, wenn (bei der Katze und dem Hunde) der Schädel unten, der Unterkiefer oben und die Schnauze 45° gegen die Horizontale gehoben ist; er ist minimal und unter Umständem an den Vorderbeinen völlig aufgehoben, wenn der Kopf um etwa 180° um die Frontalachse gedreht ist. — Denselben Einfluß üben die Stellungen des Kopfes auch auf den Tonus der Nackenmuskeln aus; da diese, wie schon bemerkt, ihrerseits den Tonus der Extremitätenmuskeln beeinflussen können, folgt, daß das Labyrinth sowohl direkt als indirekt unter Vermittlung der Nackenmuskeln einen wesentlichen Einfluß auf die Extremitätenmuskeln auszuüben vermag (Magnus und de Kleijn).

Diese Reflexe, welche wahrscheinlich auch beim Menschen vorhanden sind und zu deren Zustandekommen schon das eine Labyrinth genügt, bleiben bei allen Drehungen des Kopfes aus, bei welchen dieser seine Neigung zur Horizontalebene nicht ändert. In diesen Erfahrungen scheint eine gewisse Stütze dafür zu liegen, daß dieselben nicht durch die Bogengänge, sondern vielmehr durch die Otolithensäckchen hervorgerufen werden. Eine gewisse Schwierigkeit wird dieser Deutung indessen dadurch bereitet, daß auch alle reinen Progressivbewegungen hier wirkungslos sind. Daß sie jedenfalls auf

das Labyrinth bezogen werden müssen, folgt daraus, daß sie nach doppelseitiger Zerstörung des Labyrinthes verschwinden.

Für die Bedeutung der Otolithensäckchen in bezug auf die Orientierung der Tiere hat man auch mehrere Beobachtungen an Fischen zitiert, laut denen die Orientierung der Tiere im Verhältnis zu der Lotlinie nach Entfernung oder Beschädigung der Otolithensäckchen wesentlich verloren gehen sollte. Bei Mustelus canis kann man indessen den Sacculus sowohl einseitig als beiderseits ohne jede Gleichgewichtsstörung entfernen, während die doppelseitige Durchschneidung des N. acusticus sehr bedeutende Störungen der Bewegungen und des Gleichgewichtes hervorruft (Parker). — Beim Frosch sind die Störungen durch Entfernung des Otolithen aus dem Sacculus im großen und ganzen sehr geringfügig; es läßt sich indes bei diesem Tiere nachweisen, daß unter anderem der bei geradlinigen Bewegungen sonst erscheinende Lidreflex nach der betreffenden Operation verschwindet oder bedeutend abgeschwächt wird (Ach).

e. Erfahrungen am Menschen.

Die, wie oben bemerkt, bei den Tieren nachweislich von den Bogengängen bedingten Erscheinungen bei der Rotation stellen ein nicht gering zu schätzendes Mittel dar, um auch bei dem Menschen den Einfluß der Bogengänge zu studieren. Wird ein gesunder Mensch in einem passenden Apparat um eine vertikale Achse rotiert, so bewegen sich die beiden Augen zuerst langsam in der entgegengesetzten Richtung, dann schnell in derselben Richtung, in welcher die Drehung stattfindet. Diese Reaktion, die, wie es scheint, bei gesunden Menschen ganz konstant ist, wird sehr häufig (in etwa 50 Proz.) bei Taubstummen vermißt (Kreidl).

Nicht bei allen Taubstummen sind aber die Bogengänge krankhaft verändert: nach einer umfassenden Statistik von Mygind findet dies nur in etwa 56 Proz. der von ihm sezierten Fälle statt. Wie ersichtlich, stimmt diese Zahl mit dem Prozentsatz der Taubstummen, an welchen bei der Drehung keine Reaktion von seiten der Augen nachzuweisen ist, ganz überein.

Kreidl gibt ferner an, daß dieselben Taubstummen, welche bei der Drehung die Augenreaktion nicht zeigten, beim Aufhören der Rotation auch nicht, wie dies bei normalen Menschen der Fall ist, an Schwindel litten, und dementsprechend finden wir bei James die Angabe, daß unter 519 Taubstummen nur 199 an einem Drehschwindel litten.

Mach untersuchte näher die Empfindungen bei Rotation in einem dunklen Zimmer, wo also die Einwirkung der Gesichtsempfindungen ausgeschlossen war, und fand, daß man jede Änderung in der Rotationsgeschwindigkeit sehr leicht wahrnimmt, dagegen eine gleichmäßige Rotation nicht auffassen kann. Nach Aufhören der Rotation hat man die Empfindung, als ob der Körper und seine Umgebung in entgegengesetzter Richtung rotierten. Die Achse, um welche diese scheinbare Rotation erfolgt, ändert sich mit der Lage des Kopfes, woraus folgt, daß das hierbei tätige Organ im Kopfe belegen ist. Dieses Organ haben wir wahrscheinlich gerade in den Bogengängen zu erkennen, welche also, außer den schon mehrfach besprochenen Reflexen, auch die bewußte Wahrnehmung der Winkelbeschleunigung zu vermitteln hätten.

Auch die Deutung, welche Breuer bezüglich der Aufgabe der Otolithenapparate gegeben hat, scheint sich beim Menschen gewissermaßen

zu bewähren. Gewisse Augenstellungen sind unzweifelhaft von der Lage des Kopfes im Verhältnis zu der Lotlinie abhängig. So ist z. B. bei Blinden die Beugung des Kopfes nach vorn von einer Hebung der Blickebene im Verhältnis zum Kopfe begleitet, und bei Senkung des Kopfes nach hinten erfolgt eine entsprechende Senkung der Blickebene (Breuer). Bei Sehenden kommen diese Augenbewegungen nicht vor. Dagegen begegnet man bei diesen einer Raddrehung des Auges um seine eigene Achse, wenn der Kopf nach der einen oder anderen Seite, rechts oder links gebeugt wird. Diese Raddrehung ist nicht durch die Nerven bedingt, welche die Muskelempfindungen auslösen, denn sie erscheint auch in dem Falle, wenn der Gesamtkörper nach der einen oder anderen Seite schief gestellt wird ohne irgendwelche Beugung in den Gelenken des Kopfes und des Halses. Wenn man bei horizontaler Rückenlage den Kopf z. B. nach rechts dreht, so werden die Augen nach links rotiert, während bei derselben Drehung des Kopfes in stehender Stellung keine Raddrehung der Augen erfolgt. Es scheinen also die betreffenden Raddrehungen der Augen von der veränderten Lage des Kopfes im Verhältnis zu der Lotlinie bedingt zu sein, und da sie, ihrem Charakter nach, ganz andersartig sind als die von den Bogengängen aus ausgelösten, so dürfte die Annahme nicht von vornherein abzuweisen sein, daß sie durch die Otolithenapparate vermittelt werden. Außerdem würden diese uns von der Richtung der Schwerlinie benachrichtigen und also für die Wahrnehmung der Orientierung unseres Körpers von Bedeutung sein.

Es kann nicht im Ernst behauptet werden, daß wir den Otolithenapparaten allein die Wahrnehmung der Lage unseres Körpers verdanken, denn es steht außer aller Frage, daß hierbei auch die Bewegungsempfindungen, die Gesichtsempfindungen und die Empfindungen von Druck und Berührung eine sehr wesentliche Rolle spielen.

Beim Tauchen unter die Wasseroberfläche wird die Einwirkung der Schwerkraft auf den Körper in sehr hohem Grade reduziert, und daher auch die Gelenkempfindungen usw. in entsprechendem Umfange ausgeschaltet. Unter diesen Umständen ist aber selbst bei geschlossenen Augen eine ziemlich genaue Orientierung über die Richtung der Lotlinie möglich, und man hat darin einen unverkennbaren Ausdruck der von den Otolithenapparaten vermittelten Empfindungen gesehen. Demgegenüber ist aber zu bemerken, daß schon das Gefühl des Auftreibens der lufthaltigen Organe die Richtung nach oben anzeigen kann (Stigler). Die Beobachtung von James, daß gewisse Taubstumme, welche beim Baden zufällig mit dem Kopf unter die Wasseroberfläche kommen, jede Vorstellung über die Orientierung ihres Körpers verlieren, kann daher nicht mehr, wie man sich es früher vorstellte, als ein zwingender Beweis für die Bedeutung der Otolithensäckchen in dieser Hinsicht aufgefaßt werden.

Die bei Taubstummen gemachte Beobachtung, daß sie vielfach nur mit Schwierigkeit, ja gar nicht mit geschlossenen Augen auf einem Bein stehen können, kann möglicherweise mit den Angaben Ewalds über den Einfluß des Labyrinthes auf die Skelettmuskeln in eine gewisse Beziehung gebracht werden.

Endlich hat man den bei Leitung eines elektrischen Stromes quer durch den Kopf entstehenden Schwindel — den galvanischen Schwindel — mit einer künstlichen Reizung des Labyrinthes vielfach zusammengestellt. Bei Schließung des Stromes glaubt man, daß der Kopf und der ganze Körper nach der Kathode geneigt wird, nach der Öffnung hat man die Empfindung, als ob man nach der entgegengesetzten Seite falle.

Es würde uns jedoch zu weit führen, wenn wir diese, wie es scheint, sehr komplizierte Erscheinung und ihre Bedeutung für die Physiologie der Bogengänge näher erörtern wollten.

Aus den hier dargestellten Beobachtungen und Versuchen über die physiologische Aufgabe des Labyrinthes scheint mit einiger Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, daß es ein peripheres Organ darstellt, welches durch Reflexe verschiedene feinere Bewegungen besonders der Augen und des Kopfes reguliert und überhaupt für den Tonus und die Leistungsfähigkeit der Skelettmuskeln eine erhebliche Bedeutung hat. Wenn die Schlußfolgerung richtig ist, daß vom Labyrinth aus bewußte Empfindungen über die Lage des Kopfes und die Orientierung unseres Körpers erhalten werden, so dürfte das Labyrinth außerdem als ein wirkliches, den Organen der Bewegungsempfindungen analoges Sinnesorgan aufzufassen sein. Daß diese Empfindungen im allgemeinen nur undeutlich erscheinen, spricht nicht gegen ihr Vorhandensein, denn auch die durch die Nerven der Sehnen, Gelenke und Muskeln ausgelösten Empfindungen erscheinen uns, trotz ihrer nachweisbar so großen Bedeutung, bei oberflächlicher Betrachtung viel weniger lebhaft als die Empfindungen, welche wir von den Sinnesorganen erhalten, die in der Regel durch äußere Einwirkungen erregt werden.

Es muß indessen zugegeben werden, daß die hier entwickelten Anschauungen in einem vielleicht ziemlich bedeutenden Grade modifiziert bzw. erweitert werden müssen, wenn es sich in der Tat herausstellen würde, daß die Bogengänge und die Otolithensäckchen auch bei den Gehörempfindungen in irgendeiner Weise beteiligt wären.

Noch ist eine Hypothese von Cyon über die physiologische Aufgabe der Bogengänge zu erwähnen. Nach dieser Hypothese würden sie periphere Organe des Raumsinnes darstellen, d. h. die Empfindungen, welche durch die Erregung der in den Ampullen sich verbreitenden Nervenendigungen hervorgerufen werden, würden dazu dienen, unsere Vorstellungen von dem dreidimensionalen Raume zu begründen. Mit Hilfe dieser Empfindungen könnte die Vorstellung von einem idealen Raume zustande kommen, auf welchen sich alle unsere übrigen Sinneseindrücke, soweit sie auf die Anordnung der uns umgebenden Gegenstände und auf die Stellung unseres eigenen Körpers inmitten derselben Bezug haben, beziehen lassen.

Da indes eine eingehende Erörterung der verschiedenen über die Funktion der Bogengänge ausgesprochenen Hypothesen einen viel zu großen Raum beanspruchen würde, will ich mich damit begnügen, hier nur das Wichtigste der einigermaßen sichergestellten Tatsachen mitgeteilt zu haben, und verzichte auf jede weitere theoretische Erörterung der vorliegenden Frage.

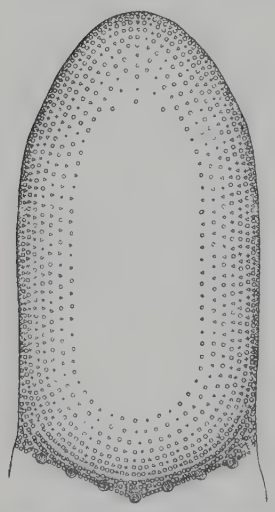
NEUNZEHNTES KAPITEL.

Die Geschmacks- und Geruchsempfindungen.

Mit dem Geschmackssinn untersuchen wir die Beschaffenheit der festen und flüssigen Substanzen, die wir in die Mundhöhle führen, mit dem Geruchssinn die Beschaffenheit der durch die Nasenhöhlen strömenden Luft. Diese beiden Sinne arbeiten sehr oft zusammen, und zahlreiche Eindrücke, die wir gewöhnlich als Geschmacksempfindungen bezeichnen und nach der Mundhöhle lokalisieren, haben in der Tat gar nichts mit dem Geschmackssinn zu tun, sondern sind lediglich von der Tätigkeit des Geruchssinns bedingt.

§ 1. Die Geschmacksempfindungen.

Als das periphere Organ des Geschmackssinns wird in der Regel nur der Zungenrücken bezeichnet. Dies scheint aber unrichtig zu sein, denn nach verschiedenen Autoren nehmen an der Geschmacksempfindung außerdem die untere Fläche der Zungenspitze, der weiche und der harte Gaumen, die vorderen Gaumenpfeiler, die Tonsillen, die hintere Rachenwand, das Innere des Kehldeckels und des Kehlkopfes, sowie die Wangenschleimhaut teil. Dies gilt aber nur vom kindlichen Alter; beim erwachsenen Menschen reagieren wenigstens die Wangenschleimhaut, die Tonsillen und die Zungenmitte nicht mehr; in Einzelfällen bleiben aber die vorderen Gaumenpfeiler sowie der harte Gaumen, die Unterseite der Zungenspitze auf beiden Seiten des Frenulums usw. perzeptionsfähig. Nach Hänig wird beim Erwachsenen die zentrale geschmacklose Zone allseitig von einem gleichbreiten Geschmacksgürtel umgeben, in welchem die Empfindlichkeit vom Rande gegen das Innere immer mehr abnimmt (vgl. Fig. 54, wo die Dichte der Punkte die verschiedene Empfindlichkeit der verschiedenen Abschnitte schematisch darstellt).



Figur 54. Die Geschmackszone auf der Zungenoberfläche, nach Hänig.

Die Endapparate der Geschmacksnerven sind die von Lovén und Schwalbe entdeckten Geschmacksknospen oder Schmeckbecher, länglich ovale, etwa 0.08 mm lange und 0.04 mm breite Körper, welche im Epithel der Zungenschleimhaut eingebettet sind. Sie bestehen teils aus

Zellen, welche ihre äußere Begrenzung bilden (Deckzellen), teils aus den von diesen umgebenen Geschmackszellen, welche das eigentliche Sinnesepithel darstellen und mit den Nervenendigungen der Geschmacksnerven in irgendeiner Weise in Verbindung treten. Um diese Geschmackszellen zu reizen, müssen die schmeckenden Substanzen mit ihnen in Berührung kommen, und dies geschieht dadurch, daß die Geschmacksknospen an ihrer freien Oberfläche ein kleines Loch haben, in welches die zu kleinen Stiftchen verjüngten Enden der Geschmackszellen hineinragen.

Wegen des anatomischen Baues des Geschmacksorgans wird also, und zwar besonders wenn die Zunge von einer nicht zu dünnen Schleimschicht überzogen ist, das zur Auslösung der Geschmacksempfindungen notwendige Hineindringen der schmeckenden Substanzen in die Geschmacksknospen erschwert.

Die Geschmacksknospen finden sich hauptsächlich an den Papillae circumvallatae und den Leistchen der Papillae foliatae, sowie auf den Papillae fungiformes und vereinzelt an übrigen mit Geschmacksvermögen ausgestatteten Stellen der Mund- und Rachenschleimhaut.

Außerdem besitzt die Zunge sowohl Tast- als Wärme- und Kältenerven, welche wie auch die entsprechenden Nerven der Mundhöhlenschleimhaut und die zentripetalen Nerven der Kauwerkzeuge in vielfacher Weise bei unseren sogen. „Geschmacksempfindungen" beteiligt sind (vgl. auch II, S. 76). So ist wohl der adstringierende Geschmack wesentlich auf eine Einwirkung auf die Tastnerven zu beziehen. Diese würde nach Herlitzka von den H-Ionen oder von Salzen herbeigeführt werden, die mit Eiweißkörpern durch Wasserverdünnung nicht reversible Niederschläge bilden.

Die Frage nach den Nerven, welche der Zunge Geschmacksfasern zuführen, läßt sich selbstverständlich nur durch Beobachtungen an Menschen beantworten, bei welchen die zentripetalen Nerven der Zunge infolge irgendwelcher Umstände ausgeschaltet worden sind. Aus derartigen Beobachtungen geht, nach einer Zusammenstellung von Cassirer, hervor, daß in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Geschmacksfasern für den hinteren Teil der Zunge im Glossopharyngeus, für den vorderen Teil im basalen Trigeminus verlaufen. In gewissen Fällen scheint indes der Glossopharyngeus den Geschmacksnerven der ganzen Zunge darzustellen, während es andererseits auch vorkommen kann, daß die gesamten Geschmacksnerven allein im Trigeminus verlaufen. Endlich ist es auch möglich, daß ein Teil der Geschmacksfasern durch die Portio intermedia Wrisbergii des Facialis das Gehirn erreicht.

Die vom Geschmackssinn vermittelten Empfindungen sind ihrer Qualität nach eigentlich nur von vier verschiedenen Arten, nämlich das Süße, das Saure, das Bittere, das Salzige, wohinzu von einigen Autoren noch das Laugenhafte oder Alkalische und das Metallische gefügt wird.

Diese sechs Qualitäten können indes nicht als reine Geschmacksqualitäten aufgefaßt werden, denn alle unsere Geschmackseindrücke sind von Tastsensationen begleitet (Kiesow). Am ausgeprägtesten tritt die Tastempfindung als Begleiterscheinung des Sauren auf; sie kündigt sich hier schon unterhalb der Geschmacksschwelle als schwach adstringierend an und begleitet die Geschmacksempfindung eine weite Strecke, bis sie allmählich in eine brennende Empfindung übergeht. Beim Salzigen tritt die Tastempfindung erst diesseits der Geschmacksschwelle als schwach brennende Begleitempfindung auf und nimmt mit jeder folgenden Intensitätsstufe stetig zu. Auch die

an sich ziemlich reinen Geschmacksempfindungen des Süßen und Bitteren sind mit Tasteindrücken verbunden. Bei schwachen Lösungen von Rohrzucker hat man, noch bevor der Geschmackseindruck zum Vorschein kommt, die Empfindung des Glatten und Weichlichen. Beim Bitteren ist der Schwellenwert deutlich von einer Sensation des Fetten begleitet.

Das Alkalische und das Metallische wird von verschiedenen Autoren verschieden aufgefaßt. Öhrwall sieht im Alkalischen eine Kombination mehrerer Geschmäcke mit begleitender Tastempfindung; nach anderen soll sie davon bedingt sein, daß die alkalische Flüssigkeit die oberflächlichste Epithellage der Zunge auflöst. Nach v. Frey besteht der laugige Eindruck in einer Geruchsempfindung und beruht auf der Entwicklung flüchtiger Basen aus den Zerfallsprodukten der Epithelien. Auch der Metallgeschmack wird von Herlitzka als eine Geruchsempfindung aufgefaßt.

Der sogen. ekelhafte Geschmack ist nach einigen Autoren der Ausdruck von antiperistaltischen Bewegungen der Schluckwege und des Magens.

Es ist nicht möglich, die Geschmackseindrücke in Unterabteilungen zu ordnen. Vorausgesetzt, daß wir von verschiedenen zu derselben Gruppe gehörigen Substanzen nur solche Lösungen anwenden, welche einen gleichstarken Geschmack hervorrufen, so schmecken z. B. Salzsäure, Salpetersäure, Schwefelsäure, Essigsäure, Weinsäure und Oxalsäure ganz gleich. Dasselbe gilt von den bitteren Stoffen wie Strychnin, Chinin, Morphin und Pikrinsäure, sowie von den süßen, Milchzucker, Traubenzucker, Rohrzucker.

Die Frage, ob die Komponenten einer Mischung von Geschmacksstoffen an der ihnen ursprünglich eigenen Intensität eine Einbuße erleiden oder nicht, ist von Kiesow näher untersucht worden.

Je zwei kombinierte Empfindungen (Süß und Salz, Süß und Sauer, Süß und Bitter, Salz und Sauer, Salz und Bitter, Sauer und Bitter), von welcher Qualität sie auch sein mögen, schwächen sich nach der intensiven Seite hin ab. Die abschwächende Wirkung ist indes bei den einzelnen Qualitäten verschieden stark; bei niederen Konzentrationsstufen erfolgte die Abschwächung bei den Gemengen von Salz und Sauer, sowie von Sauer und Bitter bis zu fast völligem Aufheben des Geschmackes. Wenn zu Süß einige Salzkörner hinzugetan wurden, so wurde oft ein Stadium erreicht, auf welchem in der Mischung die beiden an sich deutlich perzipierbaren Empfindungen sich gegenseitig so gut wie neutralisiert hatten, und an die Stelle dieser beiden Qualitäten war eine Empfindung getreten, die Kiesow mit dem Ausdruck fade bezeichnet, und die er mit dem unbestimmt Laugigen, das man bei großer Verdünnung von Natronlauge erhält, vergleicht.

Diese Abschwächung bzw. Veränderung des Geschmackes bei gleichzeitiger Einwirkung zweier verschiedener Geschmacksqualitäten tritt aber lange nicht immer zum Vorschein. Im Gegenteil verschmelzen die einzelnen Empfindungselemente zu einem abgerundeten Ganzen, aus dem die in einer solchen Verschmelzung enthaltenen Komponenten heraustreten. Es entsteht auf diese Weise ein Mischgeschmack, welcher nicht nur gleich einer Summe zweier an sich unvergleichbarer Qualitäten ist, denn daraus resultiert zugleich bei allen Kombinationen ein qualitativ Neues, das in der erzeugten Mischung als Grundgeschmack enthalten ist, aus dem man dann die denselben verursachenden Einzelempfindungen je nach der benutzten Lösungsstufe der letzteren herauserkennt. Dieser resultierende Grundgeschmack ist bei den Mischungen von Salz und Süß, von Sauer und Bitter von so eigenartig qualitativer Färbung, daß man gar keine Bezeichnungen dafür finden kann. Bei den anderen Zusammensetzungen sprechen wir von einem süßsauren, bittersüßen, bittersalzigen Geschmack.

Kurz, mit dem Geschmackssinn vermögen wir also bis zu einem erheblichen Grade die Einzelkomponenten aus einer Mischempfindung herauszufinden, obgleich auf der anderen Seite die verschiedenen Einzelempfindungen einander gegenseitig beeinflussen.

Im Zusammenhang hiermit stehen die von Kiesow beobachteten Kontrasterscheinungen beim Geschmackssinn. So führt z. B. Salz destilliertes Wasser in Süß über, hebt untermerkliche Werte von Süß über die Schwelle und verstärkt übermerkliche. Entsprechende Eigentümlichkeiten finden wir bei Salz und Sauer, sowie bei Süß und Sauer. Bitter bleibt aber von diesen Beziehungen ausgeschlossen. Salz und Süß, Salz und Sauer kontrastieren sowohl bei simultaner Reizung homologer Zungenteile, wie auch bei sukzessiver Reizung auf der gleichen Stelle der Zunge, Süß und Sauer zeigen nur in letzterem Falle einen nachweisbaren Kontrast.

Während an der Zungenbasis alle Geschmacksqualitäten unterschieden werden, findet man bei der Zungenspitze bei verschiedenen Individuen für die verschiedenen Geschmacksqualitäten erhebliche Differenzen. In dieser Hinsicht stellt v. Vintschgau vier Gruppen auf: 1. Individuen, welche alle vier Geschmacksqualitäten unterscheiden; 2. Individuen, welche Süß, Salz und Sauer, weniger leicht aber Bitter unterscheiden; 3. Individuen, welche nur mit Schwierigkeit die verschiedenen Geschmacksqualitäten unterscheiden; 4. Individuen, welche an der Zungenspitze gar keine Geschmacksempfindungen haben.

Ferner kann eine und dieselbe Substanz, wenn sie an verschiedene Stellen der Zunge gebracht wird, einen verschiedenen Geschmack haben. Nach Howell und Castle schmeckt das Bromsaccharin an der Zungenbasis bitter, an der Zungenspitze aber süß. — Shore fand, daß eine 5proz. $MgSO_4$-Lösung an der Zungenspitze einen schwachsüßen, dann sauren Geschmack, an dem Zungenrande einen sauren und bitteren Geschmack, an der Zungenbasis einen rein bitteren Geschmack hatte.

Durch Kokaïn kann man die Empfindlichkeit der Zunge für Geschmacksreize erheblich herabsetzen. Die Wirkung ist aber für die verschiedenen Geschmacksqualitäten eine verschiedene. Eine 0.5proz. Kokaïnlösung wirkt am meisten auf das Bittere, sodann auf das Süße, in dritter Linie auf das Saure ein, während sie auf das Salzige ohne Einfluß bleibt (Shore, Kiesow). Etwa dieselbe Wirkung hat auch das nur wenig giftige Eukaïn β. — Die aus der Asclepiadee Gymnema sylvestre stammende Gymnemasäure hebt, in genügender Konzentration auf die Zunge gebracht, sofort jede Sensation für Süß auf (Edgeworth); erst in zweiter Linie macht sie ihren Einfluß auf Bitter geltend und in einem noch viel geringeren Grade auf Salz und Sauer (Shore, Kiesow).

Durch Ermittlung der Schwellenwerte fand Kiesow, daß die Zungenspitze die größte Empfindlichkeit für Süß besitzt; an den Rändern tritt eine Neigung hervor, am intensivsten das Saure zu perzipieren, während die Zungenbasis am meisten befähigt ist, bittere Sensationen zu vermitteln. Salz wird an der Spitze und den Rändern gleich, an der Basis geringer empfunden. An den übrigen Schmeckflächen ordnet sich die Empfindlichkeit für Süß und Bitter folgendermaßen: weicher Gaumen, Gaumenpfeiler, Uvula, untere Seite der Spitze; — für Sauer: Gaumenpfeiler, weicher Gaumen, Uvula, untere Seite der Spitze; — für Salz; weicher Gaumen, untere Seite der Spitze, Gaumenpfeiler, Uvula. Die Empfindlichkeit dieser Teile ist jedoch bedeutend geringer als die der Zungenoberfläche.

Im kindlichen Alter scheinen in bezug auf Süß (mit Ausnahme von Spitze und Rändern der Zunge, deren Empfindlichkeit eine größere ist) alle Teile eine nahezu gleiche Empfindlichkeit zu haben.

Schon aus diesen Erfahrungen geht mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß die verschiedenen Geschmacksqualitäten von verschiedenen Nerven vermittelt werden, ganz wie es mit den verschiedenen Qualitäten des Temperatursinns der Fall ist. Diese Folgerung ist von Öhrwall durch direkte Versuche bestätigt worden.

Mittels sehr feiner Pinsel brachte er eine Lösung von Zucker, Chinin oder Weinsäure auf verschiedene Papillae fungiformes und fand dabei, daß unter 125 an dem vorderen Teil der Zunge befindlichen derartigen Papillen 27 (= 21.6 Proz.) weder auf Weinsäure, Chinin noch Zucker reagierten. Unter den übrigen 98 Papillen reagierten 12 nur auf Weinsäure, 3 nur auf Zucker, 12 nur auf Zucker und Weinsäure, 7 nur auf Chinin und Weinsäure und 4 nur auf Zucker und Chinin. Durch Reizung der einzelnen Papillen mit Salzlösung wurde nie eine so deutliche Empfindung ausgelöst, daß sich über das Empfindungsvermögen verschiedener Papillen in bezug auf Salz irgend etwas mit Bestimmtheit sagen läßt. Zu entsprechenden Resultaten ist auch Kiesow gekommen.

Um überhaupt eine Geschmacksempfindung hervorzurufen, darf die Menge und der Gehalt der in einer Lösung zugeführten oder in der Mundflüssigkeit aufgelösten schmeckenden Substanz nicht zu gering sein. Hierbei spielen außerdem die Größe der erregten Fläche und der Erregbarkeitszustand der Nerven eine wesentliche Rolle. So fand Valentin, daß 20 ccm einer 1.2proz. Zuckerlösung keinen sogleich auffallenden Geschmack geben, während dies mit 1 ccm einer 2.1proz. Lösung der Fall ist. Bei einem Flüssigkeitsquantum von 30 ccm konnte Camerer nur ausnahmsweise (in 8.7 Proz.) den Geschmack einer Salzlösung richtig angeben, wenn das betreffende Quantum nur 4.8 mg Salz, in 98.7 Proz. aber, wenn es 28.6 mg enthielt. Die Bedeutung der gereizten Oberfläche ist ohne weiteres selbstverständlich, wenn wir uns daran erinnern, daß nicht alle Teile der Zungenschleimhaut mit Geschmacksknospen ausgerüstet sind. — Als Schwellenwerte bei Zufuhr eines Quantums von etwa 0.5 ccm erhielt Kiesow im Mittel folgende Werte, welche sich auf eine Lösung in 100 Teilen destillierten Wassers beziehen:

	Zungenspitze	Zungenrand	Zungenbasis
Kochsalz	0.25	0.24—0.25	0.28
Rohrzucker	0.49	0.76—0.72	0.79
Salzsäure	0.010	0.007—0.006	0.016
Chininsulfat	0.0003	0.0002	0.00005

Hoeber und Kiesow erörtern die Frage nach der Bedeutung der in einer wässerigen Lösung eines Elektrolyten befindlichen Ionen als Geschmackserreger und sind zu dem Schlusse gekommen, daß die Geschmacksempfindungen zum Teil durch diese ausgelöst werden. Der Salzgeschmack von z. B. KCl, NaCl, $MgCl_2$, NaBr, NaI, Na_2SO_4 wird von den elektronegativen Ionen (Cl, Br usw.) verursacht; die Schwelle liegt bei einer Konzentration von etwa 0.020—0.025 g-Ion auf 1 l; der Süßgeschmack der sehr verdünnten Laugen ist von den OH-Ionen bedingt; Schwelle 0.006 bis 0.009 g-Ion pro Liter.

An einem sehr umfangreichen Material hat Sternberg den Zusammenhang zwischen der chemischen Konstitution und dem süßen bzw. bitteren Geschmack näher untersucht. Eine Wiedergabe seiner Ausführungen ist indes hier nicht möglich.

Betreffend den Einfluß verschiedener Variabeln auf die Erregbarkeit der Geschmacksnerven sei nur erwähnt, daß sie durch Kälte und Wärme auf einige Zeit die Fähigkeit verlieren, uns Geschmacksempfindungen zu verschaffen (E. H. Weber). Die Kälte wirkt nach Kiesow auf den bitteren Geschmack am stärksten ein, auf den sauren so gut wie gar nicht. Die Wirkung der erhöhten Temperatur war im allgemeinen eine intensivere als die der Kälte, nur die Empfindung des Sauren blieb in diesem Falle völlig unbeeinträchtigt.

Wenn man die Anode eines konstanten elektrischen Stromes an die Zunge, die Kathode an einen anderen Körperteil anlegt, so entsteht ein saurer, bei umgekehrter Anordnung ein brennender, meist als alkalisch bezeichneter Geschmack. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist dieser elektrische Geschmack wesentlich der elektrischen Dissoziation des Speichels zuzuschreiben. Infolge des Stromes wandern die Ionen nach den entsprechenden Elektroden und rufen hier, indem sie sich entladen und mit dem OH bzw. H des Wassers verbinden, den laugenhaften oder sauren Geschmack hervor. Außerdem macht sich die durch den Strom bewirkte Reizung der Tastnerven geltend, wovon die herbe oder prickelnde Nebenempfindung abhängig ist.

§ 2. Die Geruchsempfindungen.

Beim Menschen zeigt allerdings das Geruchsorgan, besonders für gewisse Gerüche, eine sehr große Empfindlichkeit, es ist bei ihm indes viel weniger leistungsfähig, als dies bei zahlreichen Säugetieren der Fall ist. Bei diesen ist das Geruchsorgan auch ein für das ganze Leben viel wichtigeres Organ als beim Menschen, denn wesentlich unter dessen Mitwirkung suchen und unterscheiden die betreffenden Säugetiere ihre Nahrung, welcher Art diese auch sein mag. In dieser Hinsicht spielt der Geruchssinn bei dem zivilisierten Menschen wenigstens keine größere Rolle, wenn auch auf der anderen Seite angegeben wird, daß einige sogen. wilde Völker einen sehr hoch entwickelten Geruchssinn besitzen; so erzählt Humboldt, daß die peruanischen Indianer die Fährte des Wildes mit gleicher Schärfe wie Spürhunde zu verfolgen wissen. Beim zivilisierten Menschen ist die Bedeutung des Geruchssinns lange nicht so groß: er dient teils dazu, die einzuatmende Luft zu prüfen, teils um die Beschaffenheit der zu genießenden Kost zu untersuchen. In der Regel leistet er aber hierin nichts sehr Bedeutendes, denn der Geruchssinn stumpft sich sehr bald für einen gewissen Geruch ab und gibt dann keine Nachrichten mehr über eine etwa vorhandene schlechte Beschaffenheit der Luft, wie es z. B. mit den Bewohnern enger, schlecht ventilierter Wohnungen der Fall ist, und was die Nahrung betrifft, so werden die Angaben des Geruchssinns durch die konventionellen, an verschiedenen Orten und zu verschiedenen Zeiten ungleichen Gewohnheiten in einem sehr wesentlichen Grade beeinflußt. Wichtiger ist vielleicht das Vermögen der Geruchsempfindungen, den Trieb zur Nahrungsaufnahme anzuregen und zu fördern.

Schon längst ist es bekannt, daß nur der oberste Teil der die Nasenhöhlen überziehenden Schleimhaut mit dem Riechepithel versehen ist. Die Untersuchungen v. Brunns haben ergeben, daß sich die von den NN. olfactorii versorgte wirkliche Regio olfactoria auf einen verhältnismäßig kleinen Teil der oberen Nasenmuschel und den gegenüberliegenden Bezirk der Nasenscheidewand erstreckt. Das Epithel nimmt hier einen Raum von der Größe eines Fünfpfennigstückes sowohl an der medialen als an der lateralen Wand der Riechspalte ein und liegt unmittelbar am Dach der Nasenhöhle in möglichst großer Entfernung vom Nasenloch.

Daß auch der N. trigeminus wirkliche Geruchsempfindungen vermitteln kann, scheint nicht ganz ausgeschlossen zu sein.

Wenn wir nicht absichtlich die Inspiration modifizieren, um die Luft direkt in den obersten Teil der Nase einzuführen, geht der Luftstrom sowohl beim Ein- als beim Ausatmen nie höher als bis zu dem vorderen unteren Rand der oberen Muschel (Franke) und läßt also die eigentliche Regio olfactoria frei. Da nun auch bei der gewöhnlichen Inspiration Geruchsempfindungen ausgelöst werden, und da wir triftige Gründe dafür haben, daß die normale Reizung des Geruchsorganes durch materielle Moleküle stattfindet (vgl. unten), so ist die Reizung kaum anders als so zu erklären, daß die riechenden Moleküle durch Diffusion zu der Riechspalte aufsteigen.

Sobald der Strom aufhört, durch die Nase zu gehen, verschwindet auch beinahe sofort der Geruch und wird auch bei der Exspiration nicht empfunden, wenn nicht viel von einem Riechstoff in die Nase hineingerät. Nach Fick soll diese Erscheinung davon bedingt sein, daß die Riechstoffe sehr schnell von der Riechschleimhaut resorbiert werden. Hierzu kommen noch andere, rein mechanische Umstände, welche bewirken, daß unmittelbar nach Aufhören der Inspiration und wenn diese in die Exspiration übergeht, alles sich durch Wirbelströme vermengt und die mit Riechstoffen geschwängerte Luft mit der geruchlosen Luft aus den Nasengängen verdünnt wird; infolgedessen kann sich die Luft in der Riechspalte nicht neuerdings mit riechenden Teilen füllen, ehe ein neuer Atemzug sie wieder an den Eingang der Spalte gebracht hat.

Bei absichtlichem Riechen wird die Luft in den vordersten oder untersten Teil der Riechspalte wenigstens unmittelbar geleitet. Dies findet dadurch statt, daß die Nasenlöcher erweitert werden, indem die MM. levatores alae nasi und compressores nasi die Nasenflügel von der Scheidewand entfernen, wobei der den Vorraum von der Nasenhöhle trennende Knorpelrand nach innen gedrängt wird, so daß der Grund dieses Vorraumes nicht mehr weit mit der Nasenhöhle kommuniziert, sondern in eine schmale, nach oben gerichtete Spalte verwandelt wird.

Da die Nase durch die Choanen mit dem Schlund in Verbindung steht, werden natürlich auch von dort aus riechende Stoffe in die Nase und also in die Riechspalte hineinkommen können. Dies geschieht stets beim Essen. Indem der Bissen in der Mundhöhle verweilt und darin gekaut wird, dringt der Geruch der Kost in den Schlundkopf. Die Ausatmung führt dann die Riechteile nach oben. Beim Schlucken ist die Nasenrachenhöhle vom Schlund abgeschlossen — sogleich nach erfolgtem Schlucken wird aber die Kommunikation wiederhergestellt, und die jetzt folgende Ausatmung bringt die an der Pharynxwand verdampfenden Riechstoffe nach der

Nase. In diesem Augenblick, nicht solange die Flüssigkeit im Munde verweilt, schmeckt man das Aroma, das Bouquet des Getränkes.

Bei möglichst schnell nacheinander folgenden Einatmungen einer mit Riechstoff geschwängerten Luft bleiben die dabei hervorgerufenen Geruchsempfindungen getrennt. Nur wenn bei sehr kräftigen Reizen eine größere Zahl Einatmungen hintereinander gemacht werden, erscheint in den Zwischenzeiten eine schwache Geruchsempfindung, weil dann die ganze Nasenhöhle parfümiert worden ist und eine Geruchsempfindung sogar bei gewöhnlicher Ausatmung zustande kommt (Zwaardemaker).

Man glaubte lange, daß das Geruchsorgan durch Vibrationen, welche von der riechenden Substanz ausgingen, erregt würde; der Geruchssinn würde also gewissermaßen ein Analogon des Gehörsinns darstellen.

Die Hauptstütze für diese Auffassung fand man darin, daß man bei gewissen, stark riechenden Substanzen mit der Wage keine Gewichtsveränderung nachweisen konnte, und doch müßte ja eine solche vorhanden sein, wenn es richtig wäre, daß von diesen Substanzen materielle Teile sich loslösten und den Geruchssinn erregten. Indes wies Berthollet nach, daß dies in der Tat der Fall war. Er brachte ein Stück Kampfer in die Torricellische Leere eines Barometers. Infolgedessen sank das Quecksilber im Barometer allmählich herab, also angebend, daß sich kleine Partikelchen vom Kampfer ablösten, in dem leeren Raum sammelten und durch ihren Druck das Quecksilber im Barometer zum Sinken brachten.

Ein anderer Beweis ist folgender, den wir Tyndall verdanken. Die strahlende Wärme durchsetzt den luftleeren Raum, ohne absorbiert zu werden; wird aber ein Gas in den Weg der Wärmestrahlen gebracht, so wird je nach der Art des Gases ein größerer oder geringerer Teil der Wärme davon zurückgehalten. Es zeigte sich nun, daß eine Luft, die mit riechenden Substanzen in Berührung gewesen war und ihre Dämpfe aufgenommen hatte, in einem viel höheren Grade als die reine atmosphärische Luft die strahlende Wärme absorbiert; so absorbieren die Dämpfe von Patschouli 32mal, von Rosenöl 36mal und von Anisöl 372mal stärker die Wärme als die atmosphärische Luft.

Das spezifische Gewicht der in der Natur vorkommenden Gerüche ist im allgemeinen sehr hoch, was dadurch nützlich wird, daß diese nicht so schnell verbreitet werden, sondern länger an Ort und Stelle haften bleiben und also für die Tiere das Aufsuchen der Beute oder der Nahrung erleichtern.

Die Gerüche verbreiten sich bei stillstehender Luft durch Diffusion; Luftströmungen und dergleichen tragen natürlich zum Weiterbefördern der Gerüche wesentlich bei. Das Diffusionsvermögen ist für verschiedene Gerüche verschieden.

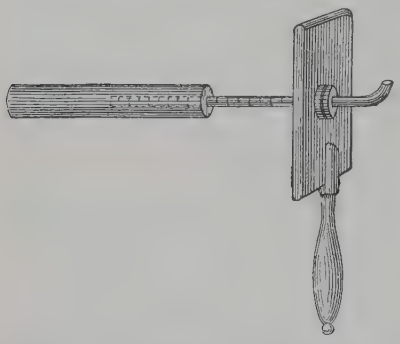
Die von den riechenden Substanzen abgegebenen Dämpfe haften vielfach sehr fest an Glaswänden, Papier, Baumwolle usw.

Viele Riechstoffe, feste sowohl als flüssige, verteilen sich an der Wasseroberfläche äußerst fein. Wenn man eine kleine Menge Kampferpulver auf Wasser wirft, sieht man, wie sich unmittelbar jedes dieser Teilchen mit großer Schnelligkeit zu drehen anfängt. Zugleich werden sie durch plötzliche und ruckweise erfolgende Bewegungen hin- und hergeworfen (Romieu). Auch zahlreiche andere Riechstoffe sind, auf Wasser geworfen, imstande, Bewegungen wie jene des Kampferpulvers auszuführen. Die Ursache dieser Bewegungen scheint in der Oberflächenspannung zu liegen (Zwaardemaker).

Das Freiwerden der riechenden Moleküle von der Oberfläche der riechenden Körper oder Flüssigkeiten findet durch einfache Verdampfung, Oxydationen, hydrolytische

Spaltungen oder auch kompliziertere chemische Zersetzungen statt. Wir können uns indes auf die sich hieran knüpfenden Fragen nicht näher einlassen.

Viele Forscher, wie Tortual, E. H. Weber, behaupten, daß nur Dämpfe oder Gase, nicht aber Flüssigkeiten imstande wären, das Geruchsorgan zu erregen. Demgegenüber wollte Aronsohn nachweisen, daß auch Flüssigkeiten, welche Riechstoffe in großer Verdünnung enthielten, fähig wären, eine Geruchsempfindung auszulösen. Gegen diese Versuche ist aber von Zwaardemaker und anderen die Einwendung gemacht worden, daß die Luft aus der Riechspalte nicht völlig vertrieben wäre und daß also die Riechstoffe dennoch haben verdunsten können. Für die Richtigkeit der Aronsohnschen Angaben scheint aber zu einem gewissen Grade der Umstand zu sprechen, daß Lösungen von Natriumphosphat, Magnesiumsulfat usw., in die Nase gebracht, eine deutliche, übrigens ziemlich gleiche Geruchswahrnehmung hervorrufen. Neuerdings gibt auch Veress an, daß gelöste Riechstoffe namentlich von geübten Individuen unterschieden und erkannt werden können. Indes stellt er sich vor, daß hier keine eigentliche Geruchsempfindung, sondern eine abnorme Erregung vorliegt.



Figur 55. Olfaktometer, nach Zwaardemaker.

In welcher Weise die riechenden Dämpfe das Riechepithel erregen, ist übrigens noch lange nicht entschieden. Johannes Müller und mehrere andere Autoren stellten sich vor, daß diese Stoffe sich zuerst in dem die Regio olfactoria überziehenden Schleim auflösten und dann in aufgelöstem Zustande das Riechepithel reizten. Da aber sehr zahlreiche riechende Substanzen gar nicht oder sehr wenig in Wasser löslich sind, hat Zwaardemaker die Hypothese aufgestellt, daß die Reizung dadurch erfolgt, daß die riechenden Moleküle in Gasform mit den Flimmerhärchen der Riechzellen in Berührung kommen. Für die Ansicht Müllers spricht aber ziemlich bestimmt die Tatsache, daß Fische, z. B. die Haifische ein gut entwickeltes Geruchsvermögen haben.

Um die Empfindlichkeit des Geruchssinnes zu untersuchen, tropfte Valentin in einen großen, 55 l Luft haltenden Ballon genau bekannte Quantitäten der auf ihren Geruch zu prüfenden Flüssigkeiten, bis die in dem Ballon befindliche Luft deutlich nach dieser Flüssigkeit roch (die bei solchen Versuchen zu beobachtenden Vorsichtsmaßregeln können hier nicht besprochen werden). Derselben Methode haben sich viele andere Autoren bedient.

Zu dem gleichen Zwecke hat Zwaardemaker einen kleinen Apparat, den Olfaktometer, konstruiert (Fig. 55). Dessen wesentliche Bestandteile sind ein poröser Zylinder und ein Rohr, durch welches man riecht. Der Zylinder, der auch aus Filtrierpapier hergestellt werden kann, wird in die riechende Flüssigkeit, mit welcher man experimentieren will, getaucht und, nachdem seine Poren damit gefüllt sind, aus der Flüssigkeit entfernt, außen abgetrocknet und flüchtig durchgeblasen. Dann wird die Riechröhre, welche genau in die Lichtung des Zylinders paßt, in diese hineingesteckt und ihr freies Ende in das Nasenloch geführt. Der kleine hölzerne Schirm dient dazu, den Riechstoff von dem anderen Nasenloche abzuhalten. Wenn nun also durch die Röhre eingeatmet

wird, muß die Luft durch den mit Riechstoff imprägnierten Zylinder strömen und nimmt von diesem Stoff eine um so größere Menge auf, je weniger die Röhre in den Zylinder hineingeschoben ist. Um die Stärke des Geruches zu variieren, braucht man also nur die Röhre mehr oder weniger tief in den Zylinder hineinzuschieben. Wenn die Röhre so tief hineingeschoben ist, daß nur gerade eine Geruchsempfindung ausgelöst wird, gibt die Länge der von der eingeatmeten Luft in dem Zylinder durchlaufenen Strecke den Schwellenwert der Reizung an. Diese Länge nennt Zwaardemaker eine Olfaktie. Da nun weiter innerhalb gewisser Grenzen wenigstens die Menge der von den Wänden des Zylinders abgegebenen Dämpfe in gerader Proportion zu der durchlaufenen Strecke steht, so kann man jeden Olfaktometer in Olfaktien einteilen, indem man den Schwellenwert als Einheit wählt. Hierdurch ist es möglich, an verschiedenen Individuen schnell und genau quantitative Untersuchungen über die Geruchsschärfe zu machen. Daß man für jeden einzelnen Riechstoff einen verschiedenen Zylinder braucht, und daß, auch bei derselben Riechsubstanz, zwei verschiedene Olfaktometer nicht dieselben Zahlen ergeben, leuchtet ohne weiteres ein. Einen Anhaltspunkt, um zu jeder Zeit die Geruchsschärfe des Beobachters beurteilen zu können, hat man in einem gewöhnlichen, unbenutzten Kautschukrohr von 8 mm lichter Weite; ein solches beansprucht zur Schwelle etwa 1 cm.

Als Beispiel von der quantitativen Leistungsfähigkeit des menschlichen Geruchsorgans teile ich in der folgenden Tabelle nur einige wenige Bestimmungen mit, welche nach Passy angeben, wie viel Milligramm der betreffenden Substanzen in 1 l Luft vorhanden sein müssen, um eine eben merkbare Geruchsempfindung hervorzurufen. Hierbei sei jedoch bemerkt, daß sämtliche Fehlerquellen in dem Sinne wirken, die Werte zu hoch zu machen.

	Milligramm pro Liter Luft
Orangeessenz	0.00005—0.001
Wintergrünessenz	0.000005—0.0004
Rosmarin	0.00005—0.0008
Äther	0.0005—0.004
Folia Menthae	0.0000005—0.00001
Kampfer	0.005
Natürlicher Moschus	0.01—0.1
Künstlicher Moschus (Trinitroisobutyltoluen)	0.001—0.00005

Der geringste bisher veröffentlichte Wert für die Geruchsschwelle ist von Fischer und Pentzoldt gefunden; sie beobachteten nämlich, daß 0.01 mg Merkaptan, gleichmäßig in 230 kub.-met. Luft des abgeschlossenen Raumes verteilt, noch eine schwache, aber deutliche Geruchsempfindung gab; pro 1 l kommt hier nur 0.00000004 mg Merkaptan.

Unter Anwendung des Olfaktometers hat Zwaardemaker beobachtet, daß bei einigen Riechstoffen die Schwelle von einem gewissen Optimum an bei steigender Konzentration einen höheren Wert annimmt.

Man hat vielfach versucht, die Gerüche in ein natürliches System einzuteilen, und es kann nicht geleugnet werden, daß die neueren Bestrebungen in dieser Richtung, sowie die Bemerkungen Haycrafts über den Zusammenhang zwischen chemischer Konstitution und Geruch verschiedener Substanzen es in Aussicht stellen, daß wir einmal eine wirkliche Klassifikation erhalten werden. Auf dem jetzigen Standpunkt der Frage würde es jedoch einen viel zu großen Raum beanspruchen, die be-

treffenden Tatsachen und Überlegungen hier zu erörtern, weshalb ich darauf verzichten muß.

Ich bemerke nur, daß sich unter denjenigen dampf- oder gasförmigen Substanzen, welche unser Geruchsorgan beeinflussen, verschiedene Stoffe finden, welche zu einem größeren oder geringeren Teil nicht auf die Endapparate der Geruchsnerven, sondern auf die Endapparate der Tastnerven, des Trigeminus, einwirken, daß also die betreffenden Geruchsempfindungen zum großen Teil wenigstens das Resultat einer Tastreizung sind. Hierher gehören alle die sogen. scharfen Riechstoffe, wie z. B. Chlor, Jod, Brom, Salpetersäure, Essigsäure, Ammoniak, Senföl usw.

Wenn es uns auch noch nicht möglich ist, ein natürliches System der Gerüche aufzustellen, so können wir doch mit großer Bestimmtheit sagen, daß die verschiedenartigen Geruchsempfindungen, zu einem gewissen Grade wenigstens, von verschiedenen Arten Geruchsnerven vermittelt werden. Dies geht schon daraus hervor, daß Individuen, die sonst einen gut ausgebildeten Geruchssinn besitzen, ganz unvermögend sind, den Geruch gewisser Substanzen zu empfinden: ihnen fehlen diejenigen Geruchsnerven, welche bei anderen Individuen von den betreffenden Substanzen erregt werden. So gibt es z. B. Leute, denen ausschließlich das Riechvermögen für Vanille fehlt, die aber für andere Gerüche empfänglich sind. Ähnlich verhält es sich mit dem Veilchengeruch, welcher von einigen Menschen gar nicht empfunden wird.

Noch bestimmter wird das Vorhandensein verschiedener Geruchsnerven durch die Erscheinungen der Ermüdung des Geruchsorgans bewiesen. Das Geruchsorgan ermüdet für einen bestimmten Reizeindruck ziemlich bald. Wir gewahren nach kurzer Zeit sogar einen ziemlich starken Geruch gar nicht mehr, selbst dann nicht, wenn wir schnüffeln oder tiefer atmen.

Nun hat Aronsohn gezeigt, daß, wenn das Geruchsorgan für einen bestimmten Geruch erschöpft ist, es dennoch für andere Gerüche völlig leistungsfähig geblieben ist, daß also verschiedene Geruchsqualitäten verschiedene Bezirke der Geruchsnerven derart affizieren, daß eine Klasse von Riechstoffen einen Bezirk maximal erregt, einen zweiten in geringerem Grade, einen dritten gar nicht. Wenn z. B. das Geruchsorgan für Jodtinktur ermüdet worden war, so wurde dadurch der Geruch folgender Substanzen gar nicht herabgesetzt: Ol. pini, cajeputi, succini, foeniculi, rosmarini, rutae, lavandulae, petroselini und Äther. Folgende zeigten einen verminderten Geruch: Ol. citri, salviae, macidis, terebinth., bergamottae, caryophyllae. Ganz ohne Geruch waren Weingeist und Ol. copaivae. — Wenn das Geruchsvermögen infolge irgendeiner schädlichen Einwirkung auf das Geruchsorgan temporär aufgehoben worden ist, findet sich dasselbe nicht zu derselben Zeit für alle Geruchsqualitäten wieder. In einer Beobachtungsreihe von Rollett erschien es für Kreosot nach 3 Tagen, für Kapronsäure nach 8 Tagen, für Skatol und Merkaptan nach 11 Tagen, für Nelkenöl und Ananasäther nach 12 Tagen, für Moschus nach 17 Tagen, für Braten nach 2 Monaten und für Kautschuk erst nach 3 Monaten.

Wir können also ziemlich bestimmt behaupten, daß wir mehrere verschiedene Arten von Geruchsnerven haben. Auf die Frage wie viele läßt sich indes noch nicht mit irgendwelcher Sicherheit antworten.

Durch das gleichzeitige Zusammenwirken verschiedener Gerüche entstehen Mischgerüche, welche den Eindruck einfacher Gerüche von neuer Qualität machen können, und zwar sind die Bedingungen für Entstehung eines dauerhaften und prägnanten Mischgeruchs günstiger bei mehr als zwei Komponenten als bei Mischung von nur zwei

Gerüchen (Nagel). — Es trifft aber auch zu, daß von zwei Gerüchen der eine oder der andere nach Belieben wahrgenommen werden kann, oder daß eine Art von Wettstreit zwischen beiden erscheint.

Endlich können sich verschiedene Gerüche, wenn sie in geeigneten Mengen miteinander gemischt werden, mehr oder weniger vollständig kompensieren. So erscheinen 4 g Jodoform mit 200 mg Perubalsam nahezu geruchlos, Rizinusöl kann durch das Aldehyd von Ceylonzimtöl und Vanille kompensiert werden, so daß dessen ekelhafter Geruch größtenteils beseitigt wird. Man könnte sich denken, daß die Ursache dieser Kompensation darin liege, daß die riechenden Stoffe sich untereinander zu geruchlosen Substanzen vereinigten und daß also die Kompensation eine rein chemische Erscheinung wäre. Dem ist aber nicht so, denn Zwaardemaker hat gezeigt, daß eine ähnliche Kompensation, und zwar bis zur völligen Vernichtung jeder Geruchsempfindung, auch dann erscheint, wenn durch einen doppelten Riechmesser die zu mischenden Gerüche zu je einer Nasenhöhle geleitet werden. So macht der Kautschukgeruch, in genügender Menge in das eine Nasenloch hineingeleitet, den in das andere hineingeführten Geruch von Paraffin, Wachs, Tolubalsam verschwinden, und zwar auch wenn ziemlich starke Reize angewendet werden. Durch besondere Versuche überzeugte sich Zwaardemaker, daß die Ermüdung der Geruchsnerven nicht das hier Bestimmende ist.

ZWANZIGSTES KAPITEL.

Die Gehörempfindungen. Die Stimme und die Sprache.

Erster Abschnitt.

Die Gehörempfindungen.

---

§ 1. Die adäquaten Reize des Gehörorgans.

Die adäquaten Reize des Gehörorgans sind Schwingungen elastischer Körper, welche wir als Schall empfinden.

In der Regel werden die Schwingungen dem Ohre durch die Luft zugeführt. Die Luftteilchen müssen daher Schwingungen ausführen, und zwar bewegen sie sich hin und zurück innerhalb enger Grenzen, wobei die Luft wechselweise verdichtet und verdünnt wird (Wellenberg und Wellental). Der Schall breitet sich kugelförmig nach allen Seiten immer weiter aus, indem neue Luftteilchen in Schwingungen versetzt werden.

Nach Hensen lassen sich die Schallempfindungen in drei Gruppen teilen, nämlich Knalle, Geräusche und Töne (musikalische Klänge).

Der Knall entsteht durch einen plötzlichen Luftstoß (in den Versuchen Hensens von etwa 0.0015 [reiner Knall] bis 0.005—0.007 [dumpfer Knall] Sek. Dauer). Beispiele von Knallen liefern der Schall eines Zündhütchens, der von zwei aneinander schlagenden Holzplatten, der Schall einer Peitsche, der Donner usw. Auch wenn man mit einer Sonde das Trommelfell berührt oder diese wieder herauszieht, entsteht ein Knall. Übrigens genügt es, den Finger in den Gehörgang zu drücken: das gibt einen dumpfen Knall; zieht man den Finger heraus, so entsteht ein stärkerer, reiner Knall.

Die graphische Darstellung eines Knalles zeigt in Hensens Versuchen erst eine negative Bewegung, auf welche eine Reihe unregelmäßiger Wellen folgt.

Verschieden erzeugte Knalle können einen recht verschiedenen Eindruck erzeugen, was wohl von verschiedenen Formen der Knallwelle bedingt ist.

Wenn zwei Knalle mit einer Zwischenzeit von etwa 0.125 Sek. aufeinander folgen, kann man die Pause zwischen ihnen wahrnehmen. Bei 33 Knallen pro Sek. können noch die einzelnen Knalle erkannt werden. Wenn es sich endlich nur darum handelt, die Gipfel von zwei sich folgenden Knallstößen zu unterscheiden, kommt man auf viel höhere Zahlen.

Die Geräusche sind Reihen von kleinen Knallen, deren Stärke selbst in einem und demselben Geräusch sehr verschieden sein kann. Die Knallstöße folgen sich so rasch, sei es regelmäßig oder unregelmäßig, daß nur in einzelnen Fällen deutlich Knalle gehört werden, wie z. B. beim Knittern und Knistern, beim Kratzen, Schnurren, Knarren und selbst beim Zischen, wenn Wasser oder Fett auf heißes Eisen gebracht wird. Die Geräusche kennzeichnen sich also durch den schnellen Wechsel verschiedenartiger Schallempfindungen. Zu ihnen gehören ferner das Sausen, Heulen und Zischen des Windes, das Plätschern des Wassers, das Rollen und Rasseln eines Wagens usw. Den Geräuschempfindungen ist es allerdings eigentümlich, unmusikalisch zu sein, es gibt aber doch tonbehaftete Geräusche, bei denen indessen die großen Unregelmäßigkeiten die Tonhaftigkeit verhindern und verdecken.

Ein musikalischer Klang wird durch regelmäßige periodische Bewegungen des tönenden Körpers, welche er der Luft oder irgendeinem anderen elastischen Körper mitteilt, hervorgerufen. Als eine regelmäßig periodische Bewegung bezeichnen wir jede Bewegung, welche nach genau gleichen Zeitabschnitten immer in genau derselben Weise wiederkehrt. Die Länge der gleichen Zeitabschnitte, welche zwischen dem Beginn einer Bewegung und der nächsten Wiederholung der gleichen Bewegung verfließen, nennen wir die Schwingungsdauer oder die Periode der Bewegung.

Knalle, Geräusche und musikalische Klänge können sich in mannigfach wechselnden Verhältnissen vermischen und durch Zwischenstufen ineinander übergehen; ihre Extreme sind aber weit voneinander getrennt.

Im folgenden werde ich nur die musikalischen Klänge berücksichtigen und folge hierbei wesentlich der Darstellung von Helmholtz in dessen „Lehre von den Tonempfindungen als physiologische Grundlage für die Theorie der Musik“.

In bezug auf die Klänge haben wir zu unterscheiden: 1. ihre Stärke, 2. ihre Tonhöhe und 3. ihre Klangfarbe.

Auch ohne daß Schallwellen dem Gehörorgan von außen zugeführt werden, können subjektive (entotische) Gehörempfindungen entstehen: durch Berührung des Trommelfells durch Pfröpfe von Ohrwachs oder durch Fremdkörper, die in den äußeren Gehörgang hineingekommen sind; durch Vorgänge im Mittelohr, z. B. bei einer Lockerung der Verbindung zwischen den Gehörknöchelchen; bei Kontraktionen der Binnenohr-

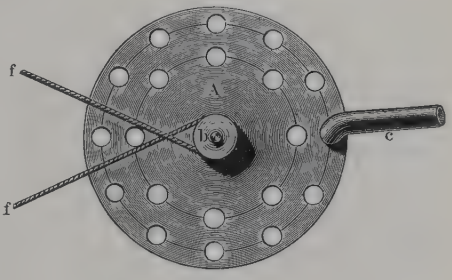
muskeln oder bei plötzlich stattfindender Eröffnung der Ohrtrompete; durch Erschütterungen oder Stoffwechselvorgänge im Cortischen Organe. Die hierbei entstehenden Gehörempfindungen stellen entweder sausende, knatternde, knisternde Geräusche oder auch mehr oder weniger helle, meistens hohe Töne dar. Bei absolutem Ausschluß jedes äußeren Geräusches hörte Zwaardemaker noch zwei Geräusche, ein tiefes, wie Windessausen, und ein hohes, dem Grillenzirpen ähnliches.

a. Die Tonstärke.

Die Stärke eines Klanges ist von der Amplitude der Schwingungen abhängig. Je größer die Exkursionen sind, welche z. B. eine schwingende Saite macht, um so stärker ist der Klang bei unveränderter Entfernung von der Schallquelle. Je größer die Entfernung von der Schallquelle ist, um so schwächer ist der Klang, und zwar verhält er sich umgekehrt wie die Quadrate der Entfernung.

b. Die Tonhöhe.

Die Tonhöhe wird durch die Schwingungsdauer oder, was ja dasselbe ist, von der Zahl der Schwingungen in 1 Sekunde bestimmt und ist von der Form der Bewegung während der Periode unabhängig. Je frequenter die Schwingungen in der Zeiteinheit, d. h. je kürzer ihre Periode ist, um so höher ist der Ton.



Figur 56. Seebecks Sirene.

Bei der Bestimmung der absoluten Schwingungszahl eines Tones begegnet man mehrfachen Schwierigkeiten. Zur Darlegung der Grundtatsachen auf diesem Gebiete ist es deshalb sehr bequem, einen besonderen Apparat zu haben, welcher, wie die Sirene (Fig. 56), es ohne Schwierigkeit erlaubt, die Zahl der Luftschwingungen, die den Ton hervorgebracht haben, leicht zu bestimmen.

A ist eine dünne Scheibe aus Pappe oder Blech, welche mit Löchern in mehreren konzentrischen Reihen und in derselben Reihe in genau gleichem Abstande versehen ist. Sie wird durch die Schnur *f*, welche um die Welle *b* läuft, in schnelle Umdrehung versetzt. Durch das Rohr *c* wird ein genügend starker Luftstrom gegen eine der Reihen von Löchern getrieben. Jedes Loch läßt daher, wenn es die Mündung des Rohres passiert, einen einzelnen Luftstoß austreten, und dadurch wird, bei genügend schneller Umdrehung der Scheibe, ein Ton erzeugt, dessen Höhe von der Zahl der während einer Sekunde angeblasenen Löcher abhängig ist. Diese Zahl kann wiederum durch Zählung der Umdrehungen gefunden werden.

Nun zeigt die Erfahrung, daß die Höhe des also erzeugten Tones nur von der Anzahl der angeblasenen Löcher abhängig ist, und daß die Größe der Löcher und das stärkere oder schwächere Anblasen in dieser Hinsicht gar keine Rolle spielen. Hierdurch ist bewiesen, daß die Tonhöhe nur von der Schwingungszahl abhängig ist.

Je näher dem Zentrum der Sirenescheibe die angeblasene Reihe liegt, d. h. je geringer die Zahl der bei einer Umdrehung angeblasenen Löcher ist, um so tiefer wird, bei unveränderter Umdrehungsgeschwindigkeit, der dabei erzeugte Ton. Die Tonhöhe ist also eine Funktion der Schwingungszahl und wird um so höher, je größer die Zahl der Schwingungen ist.

Wenn eine Reihe mit 8 und eine mit 16 Löchern angeblasen wird, so ist der von dieser erzeugte Ton die Oktave des ersteren, d. h. der Ton, der die höhere Oktave eines anderen bildet, macht in gleicher Zeit genau doppelt so viel Schwingungen als der letztere, das Verhältnis dieser Töne ist also wie 1:2.

In derselben Weise findet man folgende Verhältnisse zwischen den Schwingungszahlen der verschiedenen Töne, welche in unserer Musik benutzt werden:

1:2 Oktave
2:3 Quinte
3:4 Quarte
4:5 große Terz
5:6 kleine Terz
5:8 kleine Sexte
3:5 große Sexte.

Dies sind sämtliche konsonierende Intervalle innerhalb einer Oktave[1]). Es verhalten sich also die Schwingungszahlen konsonanter Töne wie kleine ganze Zahlen. Die physiologische Ursache dieser merkwürdigen Erscheinung werden wir später erörtern.

Mittels der angegebenen Verhältnisse zwischen den Schwingungszahlen bei verschiedenen Intervallen läßt sich die ganze Tonleiter leicht berechnen. Wir gehen von dem Durdreiklang (Grundton, große Terz und Quinte) aus. Der Durdreiklang auf dem Grundton (C) ist C:E:G, deren Schwingungszahlen sich wie $1:\frac{5}{4}:\frac{3}{2}$ verhalten. Der Durdreiklang auf der Quinte G ist G:H:D und die Verhältniszahlen $\frac{3}{2}:\frac{3}{2}\times\frac{5}{4}:\frac{3}{2}\times\frac{3}{2}=\frac{3}{2}:\frac{15}{8}:\frac{9}{4}$; der Durdreiklang auf der Quarte ist F:A:C mit den Schwingungsverhältnissen $\frac{4}{3}:\frac{4}{3}\times\frac{5}{4}:\frac{4}{3}\times\frac{3}{2}=\frac{4}{3}:\frac{20}{12}:\frac{12}{6}$. Für die C-Dur-Skala erhalten wir also

C	D	E	F	G	A	H	C
1	$\frac{9}{8}$[2])	$\frac{5}{4}$	$\frac{4}{3}$	$\frac{3}{2}$	$\frac{5}{3}$	$\frac{15}{8}$	2.

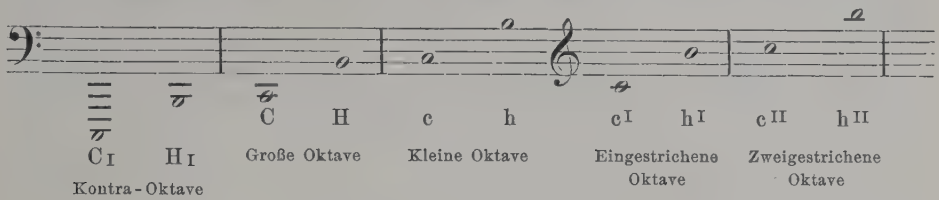
Wenn die Tonreihe nach oben und unten fortgesetzt wird, erhalten wir immer wieder dieselben Verhältniszahlen zwischen den einzelnen Tönen im Durdreiklang, und wir können daher für die ganze Tonreihe die

[1]) Als konsonierend bezeichnen wir diejenigen Intervalle, welche beim Zusammenklingen einen an sich befriedigenden Eindruck hervorrufen.

[2]) Die untere Oktave der Quinte im Dreiklang auf die Quinte.

absoluten Schwingungszahlen der einzelnen Töne der Skala berechnen, wenn wir von der Schwingungszahl eines gegebenen Normaltones ausgehen. Als solcher wird der Ton mit 440 Schwingungen pro Sekunde angenommen.

Die gesamte Tonreihe wird in eine Anzahl verschiedener Oktaven geteilt, welche von den tiefsten gerechnet als Kontra-, große, ungestrichene oder kleine, eingestrichene, zweigestrichene usw. Oktave bezeichnet werden. Um diese in gewöhnlicher Schrift anzugeben, versieht man die die verschiedenen Töne bezeichnenden Buchstaben mit verschiedenen Indices, wie dies aus folgender Zusammenstellung hervorgeht.



Der Normalton mit 440 Schwingungen ist der Ton a der eingestrichenen Oktave. Die Schwingungszahlen der in der Musik benutzten Töne sind in folgender Tabelle zusammengestellt.

Noten	Kontra-Oktave	Große Oktave	Kleine Oktave	Eingestrichene Oktave	Zweigestrichene Oktave	Dreigestrichene Oktave	Viergestrichene Oktave
C	33	66	132	264	528	1056	2112
D	37.125	74.25	148.5	297	594	1188	2376
E	41.25	82.5	165	330	660	1320	2640
F	44	88	176	352	704	1408	2816
G	49.5	99	198	396	792	1584	3168
A	55	110	220	440	880	1760	3520
H	61.875	123.75	247.5	495	990	1980	3960

Nur von einer gewissen Frequenz an werden periodische Schwingungen überhaupt als ein Ton gehört, und nur bis zu einer oberen Grenze können periodische Schwingungen unser Gehörorgan erregen.

Als untere Grenze der Hörfähigkeit von Schwingungen werden von Preyer 15—24, von Helmholtz 28, von Bezold 11 und von Schäfer 16 Schwingungen pro Sekunde angegeben; jedoch fangen die Töne erst bei etwa 40 Schwingungen an, eine bestimmte musikalische Höhe zu bekommen. Die obere Grenze der Hörfähigkeit liegt nach F. A. Schulze bei etwa 20000 Schwingungen; die Angabe, daß Töne bis zu 50000 Schwingungen gehört werden, ist fehlerhaft und rührt daher, daß die Kundtschen Staubfiguren, welche zur Eichung der bei diesen Versuchen benutzten Galtonpfeife angewendet werden, einen unhörbar hohen Ton zeigen, während gleichzeitig ein viel tieferer vom Ohr vernommen wird. — Der ganze Umfang der Tonreihe (11—20000) würde also nicht ganz 11 Oktaven betragen.

In der Musik werden aber weder die tiefsten noch die höchsten Töne benutzt. Der tiefste Ton bei großen Orgeln ist C_{II} mit 16.5 Schwingungen. Die höchsten in der Musik verwendeten Töne sind a^{IV} c^{V} (3520—4224 Schwingungen, Pianoforte) bzw. d^{V} (4752 Schwingungen, Piccoloflöte). Der Umfang der in der Musik angewandten Tonreihe beträgt also im allgemeinen nur 40—4700 Schwingungen, d. h. etwa 7 Oktaven.

c. Die Klangfarbe.

Wenn wir nacheinander genau denselben Ton auf verschiedenen Instrumenten, Violine, Klavier, Klarinette, Flöte usw. angeben, so kann sogar ein musikalisch ganz ungeübter Mensch, ohne hinzusehen, sagen, daß diese Töne, trotz ihrer gleichen Höhe, untereinander deutlich differieren, je nach dem angewandten Instrument. Diese von den Verschiedenheiten der Instrumente bedingte Verschiedenheit eines und desselben Tones, welche ja auch für die menschliche Stimme gültig ist, wird als Klangfarbe (Timbre) bezeichnet.

Da die Ursache der Klangfarbe nicht in der Tonhöhe und also auch nicht in der Dauer der Schwingungsperiode liegen kann, muß sie auf Ungleichheiten in bezug auf die Schwingungsform zurückgeführt werden. Zum Teil wird die Klangfarbe auch von der Art bedingt, in welcher der Ton eingesetzt wird.

Wie ist dann diese verschiedene Schwingungsform zu erklären?

Wenn eine Saite in Schwingungen versetzt wird, so ist die Höhe des dabei erzeugten Tones von der Länge und Spannung der Saite abhängig: je länger die Saite bei konstanter Spannung ist, um so tiefer ist der Ton. Wenn man mit einem Finger die Mitte einer Saite leicht berührt und sie dann in Schwingungen versetzt, so schwingt jede Hälfte für sich, und zwar machen sie doppelt so viel Schwingungen als die ganze Saite; der Ton ist also die Oktave des von der ganzen Saite angegebenen Tones. In derselben Weise kann man eine Saite dazu bringen, in 3 oder 4 oder mehreren Abteilungen zu schwingen, und die Schwingungszahl der entsprechenden Töne wird dann 3, 4, usw. mal größer als die der ganzen Saite.

Auch wenn die Saite in ihrer ganzen Länge schwingt, teilt sie sich in derselben Weise, wie soeben beschrieben wurde, in 2, 3, 4, 5 usw. für sich schwingende Teile. Gleichzeitig damit, daß die Saite ihren Grundton entsendet, entsendet sie also Töne, deren Schwingungszahl 2, 3 usw. mal so groß als die des Grundtones ist. Diese durch Partialschwingungen der Saite entstandenen Töne werden als Obertöne oder Partialtöne bezeichnet. Wenn die Schwingungszahl der Obertöne eine Multiple von derjenigen des Grundtones ist, heißen diese harmonische Obertöne; die Reihe und die Nummer der harmonischen Obertöne oder Partialtöne für c ist in dem folgenden Beispiel aufgenommen (der Grundton wird als der erste Partialton bezeichnet):

Was hier von einer Saite gesagt ist, gilt für alle musikalischen Instrumente überhaupt, einschließlich der menschlichen Stimme. Es gibt aber auch Klänge, welche von Obertönen ziemlich frei sind und also aus einem einfachen Ton mit nur schwachen Obertönen bestehen. Hierher gehört vor allem der Ton einer Stimmgabel (nachdem das beim Anschlagen oft auftretende, von hohen Obertönen bedingte Klirren auf-

gehört hat), der jedoch nicht ganz frei von Obertönen ist. Es sind diese Töne ungemein weich, frei von allem Scharfen und Rauhen. Vergleicht man die Klangfarbe eines solchen einfachen Tones mit der eines zusammengesetzten Klanges, dem sich die niedrigeren harmonischen Obertöne anschließen, so hat der letztere etwas Klangvolleres, Metallischeres und Glänzenderes neben dem einfachen Ton.

Die Schwingungsform eines einfachen Tones ist mit derjenigen eines Pendels identisch: die Entfernung des schwingenden Punktes von der Gleichgewichtslage ist gleich dem Sinus eines der Zeit proportional wachsenden Bogens; daher werden die einfachen Schwingungen auch Sinusschwingungen genannt.

Da nun die bei weitem meisten Klänge zusammengesetzt sind, ist es leicht einzusehen, daß sie wegen der Anzahl und der Stärke der

Figur 57. Zusammensetzung von Schwingungen, nach Hensen.

anwesenden Obertöne vielfach variieren müssen, und wir können daher mit großer Wahrscheinlichkeit als Ursache der verschiedenen Klangfarbe die Verschiedenheiten der begleitenden Obertöne bezeichnen.

Es ergibt sich aber nun die Frage, wie es dem Ohr möglich wird, die von den Obertönen bewirkten Verschiedenheiten der Schwingungsform wahrzunehmen.

Wenn von einer Saite neben dem Grundton mehrere Obertöne klingen, müssen sich natürlich diese mannigfachen Schwingungen durch Interferenz beeinflussen, und zwar sind die dabei stattfindenden Veränderungen der Dichtigkeit der Luft gleich der Summe der entsprechenden Veränderungen, welche die einzelnen Schallwellenzüge einzeln genommen hervorgebracht hätten. Alle einfachen Töne sind reine Sinusschwingungen; klingen gleichzeitig mehrere verschiedene Töne, so superponieren sich dieselben. Als Beispiel sei auf die Figur 57 hingewiesen. Dort bezeichnet *a' a'* die Abszissenachse, die mit Punkten bezeichneten Linien *a*, *b*, *c* stellen die Sinusschwingungen des Grundtones (die mit großen Punkten gekennzeichnete Linie) und seiner zwei ersten Obertöne dar und die vollständig ausgezogene Linie *d* die durch die Interferenz der drei Töne her-

vorgerufene Schwingungsform. Wie ersichtlich, bleibt, trotz der Veränderung der Schwingungsform, doch die Periode des Grundtones unverändert.

Nun hat Fourier nachgewiesen, daß jede beliebige, regelmäßig periodische Schwingungsform aus einer Summe von einfachen pendelartigen Schwingungen zusammengesetzt werden kann, deren Schwingungszahlen 1, 2, 3, 4 usw. mal so groß sind als die Schwingungszahl der gegebenen Bewegung, sowie daß jede Schwingungsform in einer einzigen Weise und in keiner anderen als die Summe einer gewissen Anzahl pendelartiger Schwingungen dargestellt werden kann.

Die betreffenden Teiltöne sind aber nicht als eine bloß mathematische Fiktion zu betrachten, sondern haben eine reelle Existenz. Der Beweis dafür liegt darin, daß die Obertöne in einem gegebenen Klange mechanische Wirkungen nach der Außenwelt ausüben können.

Eine solche Wirkung findet in der Erscheinung des Mittönens (der Resonanz) statt. Dieselbe kommt bei allen solchen Körpern vor, welche, wenn sie einmal durch irgendeinen Anstoß in Schwingung geraten sind, eine längere Reihe von Schwingungen ausführen, ehe sie wieder zur Ruhe kommen. Wenn dergleichen Körper von regelmäßig periodischen Stößen getroffen werden, von denen jeder einzelne viel zu schwach und unbedeutend ist, um eine merkliche Bewegung des schwingungsfähigen Körpers hervorzubringen, so können dennoch sehr starke und ausgiebige Schwingungen des genannten Körpers entstehen, sofern die Periode seiner eigenen Schwingungen gleich ist der Periode jener schwachen Anstöße. Wenn dies aber nicht der Fall ist, so entsteht eine schwache oder ganz unmerkliche Bewegung.

Dergleichen periodische Anstöße gehen nun gewöhnlich von einem anderen, in regelmäßigen Schwingungen begriffenen Körper aus; und dann rufen diese die Schwingungen des erstgenannten hervor.

Das einfachste Beispiel davon ist, wenn man auf einem Klavier eine Taste herabdrückt, so daß die entsprechende Saite von ihrem Dämpfer befreit wird, und dann den Ton dieser Saite in das Klavier hineinsingt: man hört dann, wie derselbe Ton im Klavier angegeben wird; die Intensität des mittönenden Tones ist um so größer, je genauer man den Ton der Saite getroffen hat.

Wenn die Schwingungszahl des ursprünglichen Tones mit dem Ton des mittönenden Körpers nicht übereinstimmt, so schwingt dieser dennoch mit, aber um so weniger, je größer die Differenz der Tonhöhe ist. Dieses Mittönen für ungleiche Töne erfolgt um so leichter, je geringer die Masse des mittönenden Körpers ist; so werden z. B. gespannte Membranen, Darmsaiten u. dgl. leicht zum Mittönen gebracht, während anderseits Körper von großer Masse nur in dem Fall mittönen, wenn ihr Ton mit dem des ursprünglich tönenden Körpers sehr genau übereinstimmt. In diesem Fall aber werden auch die durch Mittönen erregten Schwingungen sehr stark und dauern sehr lange, nachdem der primäre Ton aufgehört hat zu tönen.

Am schwierigsten sind Stimmgabeln in Mitschwingung zu versetzen. Um sie dazu zu bringen, müssen sie auf ein Resonanzkästchen gesetzt werden, das selbst auf den betreffenden Ton gestimmt ist und die in ihm erzeugten Schwingungen auf die Stimmgabel überträgt.

Nun zeigt es sich, daß eine für einen gewissen Ton gestimmte Membran auch dann die Erscheinung des Mittönens darbietet,

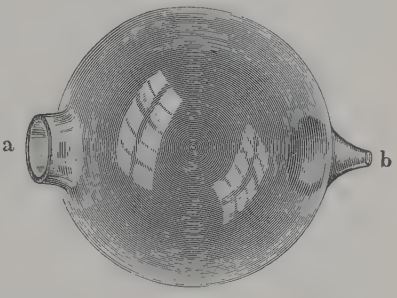
wenn ein tieferer Ton, unter dessen Obertönen sich der Membranton befindet, angegeben wird. — Hierbei ist die Beteiligung des Ohres ausgeschlossen.

Noch deutlicher kann man durch Mittönen das reelle Vorhandensein der Obertöne mittels der von Helmholtz angegebenen Resonatoren nachweisen. Diese können verschiedener Form sein. Der in Figur 58 abgebildete Resonator hat die Form einer Hohlkugel, deren eine Öffnung *a* scharf abgeschnittene Ränder hat, die andere Öffnung *b* aber trichterförmig ausgezogen und so geformt ist, daß man sie in das Ohr einsetzen kann. Die Luftmasse eines solchen Resonators in Verbindung mit der des Gehörganges und mit dem Trommelfell bildet ein elastisches System, welches den Grundton der Kugel durch Mittönen in großer Stärke hervorruft. Man hat natürlich eine ganze Reihe für verschiedene Töne gestimmter Resonatoren.

Wenn nun in einem Klang der Ton eines bestimmten Resonators anwesend ist, so wird dieser von ihm durch das Mittönen in einem so hohen Grade verstärkt, daß es unschwer gelingt, denselben für sich zu hören.

Diese und andere Erfahrungen, über welche hier nicht berichtet werden kann, ergeben also zu voller Evidenz, daß in dem zusammengesetzten Klang die verschiedenen Obertöne reell existieren.

Daß das Ohr sie auch auffassen kann und also jeden solchen einfachen Ton empfindet, kann durch folgenden Versuch direkt nachgewiesen werden.



Figur 58. Resonator, nach Helmholtz.

Man schlägt auf dem Klavier den Ton g^{I} und unmittelbar darauf den Ton c an, dessen zweiter Oberton g^{I} ist; wenn man die ganze Zeit hindurch die Aufmerksamkeit auf den Ton g^{I} gerichtet hat, so kann man ihn auch im Ton c erkennen; in derselben Weise kann man sich auch davon überzeugen, daß sich der Ton e^{II} unter den Obertönen von c befindet. Oft werden die Obertöne deutlicher, wenn die Saite ausklingt, denn es scheint, als ob diese langsamer als der Grundton ausklingen.

Die Fähigkeit des Ohres, Klänge in ihre Bestandteile zu zerlegen, wird endlich durch die alltägliche Erfahrung bezeugt, daß wir die einzelnen Töne eines Akkordes usw. unschwer unterscheiden, wenn schon nur der musikalisch Gebildete es vermag, diese Töne zu benennen.

Die hier besprochenen Erfahrungen können in folgender Weise kurz zusammengefaßt werden.

Jede Luftbewegung, welche einer zusammengesetzten Klangmasse entspricht, kann in eine Summe einfacher pendelartiger Schwingungen zerlegt werden, und jeder solchen Schwingung entspricht ein Ton, den das Ohr empfindet und dessen Tonhöhe durch die Schwingungsdauer der entsprechenden Luftbewegung bestimmt ist (Ohms Regel).

Da sich die Endigungen des Gehörnerven im Innerohr vorfinden, ist es deutlich, daß die Klänge ohne irgendwelche erheblichere Veränderung

bis dahin gelangen müssen, sowie daß die Zerlegung des Klanges in dessen einzelne Bestandteile dort stattfinden muß.

Wie wird es nun dem Innerohre möglich, diese feine Analyse auszuführen?

§ 2. Die Schallleitung im Ohr.

Das äußere und das mittlere Ohr sind nur ein Schallleitungsapparat, welcher, wie die nähere Untersuchung der Gehörempfindungen nachweist, es tatsächlich vermag, den Schall ohne irgendwelche erheblicheren Veränderungen nach dem inneren Ohr fortzuleiten.

a. Das äußere Ohr.

Bei gewissen Tieren hat die Ohrmuschel unzweifelhaft eine nicht ganz unerhebliche Aufgabe beim Auffangen der Schallwellen. Da sie außerdem durch die Muskeln in verschiedenen Richtungen große Exkursionen machen kann, dürfte sie auch für die Auffassung der Richtung des Schalles eine gewisse Bedeutung haben.

Beim Menschen scheint dagegen die Ohrmuschel nur eine ziemlich untergeordnete Rolle zu spielen.

Die Beweglichkeit der Ohrmuschel ist bei den meisten Menschen ganz minimal, und die äußeren Muskeln des Ohres werden daher für die Wahrnehmung der Schallrichtung keine Bedeutung haben können. Die Unterscheidung des von rechts oder links kommenden Schalls findet wahrscheinlich dadurch statt, daß das nach der Schallquelle gewendete Ohr stärker erregt wird als das andere. Wie die Wahrnehmung der sonstigen Schallrichtungen zustande kommt, darüber können wir zurzeit kaum etwas Sicheres sagen.

Betreffend die Reflexion der Schallwellen an der im großen und ganzen unbeweglichen Ohrmuschel hat Mach nachgewiesen, daß bei so kleinen Ohrflächen wie der der Ohrmuschel von einer regelmäßigen Reflexion von Schallwellen keine Rede sein kann.

Nichtsdestoweniger ist die Ohrmuschel für die Schallleitung nicht ganz bedeutungslos, denn sie kann durch Schwingungen ihres Knorpels, der den Schall besser leitet als der Schädel, dazu beitragen, die Schallwellen zum Mittelohr fortzupflanzen. Dies geht z. B. daraus hervor, daß eine gegen den Warzenfortsatz gedrückte Stimmgabel, die an dieser Stelle abgeklungen ist, beim Aufsetzen auf irgendeinen Punkt der Ohrmuschel in der Regel wieder hörbar wird. Das gleiche ist auch der Fall mit einer vor dem Gehörgange abgeklungenen Stimmgabel.

Auch der Bau und die Stellung des äußeren Ohres sind insofern von Bedeutung, als dadurch die Schallrichtung, in welcher die größte Hörschärfe stattfindet, zu einem gewissen Grade bestimmt wird.

Bei einseitigem Hören ist die günstigste Schallrichtung (in einer durch den äußeren Gehörgang gelegten Horizontalebene) rein seitlich oder vorn seitlich; am ungünstigsten ist die Wirkung, wenn sich die Schallquelle hinter dem Kopfe oder an der Seite des geschlossenen Ohres befindet (Zoth).

Der äußere Gehörgang dürfte wohl wesentlich als Schutzorgan des Trommelfells zu bezeichnen sein. Dies folgt schon aus seinem gebogenen Verlauf, infolgedessen man von der äußeren Öffnung des Gehörganges das Trommelfell in gerader Linie nur dann erreicht, wenn der knorpelige Teil desselben gestreckt und nach oben und hinten gezogen wird. Andere Umstände, welche für die Rolle des äußeren Gehörganges als Schutzorgan sprechen, sind: die empfindlichen Tasthaare im äußeren Teil des Ganges;

die Sekretion des Ohrwachses, welches, wohl wegen seines Geruches, dem Eindringen von Insekten in den Gehörgang entgegenwirkt, usw. Auch schützt der Gehörgang das mittlere und innere Ohr vor Temperaturschwankungen.

Wie jeder abgeschlossene Hohlraum, hat auch der äußere Gehörgang seinen eigenen Ton; dieser liegt jedoch ziemlich hoch, zwischen c^{IV} und a^{IV} (Helmholtz, Hensen). Wenn dieser Ton in einem Schall enthalten ist, so wird derselbe natürlich durch das Mittönen des Gehörganges im Verhältnis zu den übrigen Tönen verstärkt, was aber, wegen der hohen Lage des Tones, keine größere Bedeutung hat.

Wenn der Stiel einer Stimmgabel auf irgendeinen Punkt des Kopfes gesetzt wird, so pflanzt sich ihr Ton mit größerer oder geringerer Stärke nach beiden Felsenbeinen fort. Gewisse Teile des Schädels leiten den Schall besser, andere schlechter; auf dem Warzenfortsatz tönt die Gabel lange. Ist der Ton auch hier verklungen, so wird er wieder hörbar, wenn die Gabel vor das Ohr gebracht wird (Rinne).

Andererseits kommt es auch vor, daß eine Stimmgabel, die so weit ausgeklungen, daß sie, ziemlich dicht vor das Ohr gehalten, keine Schallempfindung mehr verursacht, eine solche hervorruft, wenn sie gegen die Zähne gehalten wird (Hensen).

In diesen Fällen geschieht die Schallleitung teils direkt durch die Knochen zum inneren Ohr, teils so, daß sich die Schallwellen durch die Knochenleitung nach dem Trommelfell fortpflanzen und dann, wie gewöhnlich, unter Mitwirkung der Gehörknöchelchen auf das innere Ohr übertragen werden. Hierbei übertrifft die den Ohren zugeführte Energiemenge wesentlich die den anderen Teilen des Kopfes zugeführte (Nikiforowsky).

Wie E. H. Weber nachgewiesen hat, wird der Ton einer auf den Schädel aufgesetzten Stimmgabel in das eine Ohr verlegt und zugleich lauter gehört, wenn dieses lose verschlossen wird. Die obere Grenze der Schwingungszahl ist nach Claus etwa 1600 bis 2000. Nach Lucae dürfte die betreffende Erscheinung durch die Bildung einer passenden Resonanzkammer bedingt sein; da das Trommelfell hier nur einen geringen Einfluß auszuüben scheint, kann der Webersche Versuch nicht als Beweis dafür gelten, daß auch bei der Knochenleitung die Übertragung des Schalls durch das Trommelfell und die Gehörknöchelchen die wesentlichste Rolle spielt.

b. Das mittlere Ohr.

1. Die Schwingungen des Trommelfells. Das Trommelfell ist eine 0.1 mm dicke, fibröse, hauptsächlich aus äußeren radiären und inneren zirkulären Fasern gebildete Haut, welche am inneren Ende des äußeren Gehörgangs befestigt ist und durch den in ihr längs eines Radius eingewebten langen Fortsatz des Hammers mit ihrer Mitte nach einwärts gezogen ist. Hierdurch hat das Trommelfell die Form eines schief abgeschnittenen, unregelmäßigen Trichters von etwa 125^0 Öffnung bekommen.

Das Trommelfell wird durch die ihm zugeleiteten Schwingungen selber zum Vibrieren gebracht, und zwar folgt es sehr genau den Schwingungen der Luft, ohne bestimmte Tonhöhen zu begünstigen.

Diese treue Wiedergabe könnte in dreierlei Weise erklärt werden. Erstens könnte es der Fall sein, daß beim Trommelfellapparate jeder Anstoß für sich wirkt, ohne daß von einem oder mehreren vorhergehenden noch ein Rest von Energie im Apparate übrig wäre. Zweitens könnte der Eigenton des Trommelfells ein so hoher sein, daß er als Komponente mit erheblicher Stärke in den gewöhnlich vorkommenden Klängen nicht enthalten wäre. Drittens wäre es auch möglich, daß das Trommelfell regelmäßig periodische Schwingungen im allgemeinen begünstigte.

Unter Hinweis darauf, daß ein sehr starker Knall im Verhältnis zu einem aus einer Trompete kommenden Ton lange nicht einen so starken Gehöreindruck hervorruft, wie es der Fall sein müßte, wenn die erste Annahme richtig wäre, tritt Fick für die letzte Anschauung entschieden ein. Nach seiner Auffassung muß also im Trommelfell eine Summierung der Energie aufeinander folgender regelmäßiger Schwingungen in merklichem Maße stattfinden, oder mit anderen Worten, das Trommelfell muß als ein Resonanzapparat betrachtet werden.

Als die wichtigste Eigentümlichkeit im Bau des Trommelfells hebt Fick die Einwebung eines starren Körpers, des Hammerstiels, hervor und hat die Eigenschaften bei einer solchen Membran an einem künstlichen Modell näher untersucht. Es stellte sich nun in der Tat heraus, daß solche Membranen, welcher Größe sie auch waren, keine Tonhöhe begünstigten, ganz wie es mit dem Resonanzboden eines musikalischen Instrumentes der Fall ist. Zu selbständigen Schwingungen angeregt, gaben sie einen Klang, der alle möglichen harmonischen und unharmonischen Töne enthielt. Sie waren also ganz wie das Trommelfell des Ohres zur Reproduktion der verschiedenen Laute in hohem Grade geeignet.

Auf diese Erfahrungen gestützt, entwickelt Fick folgende Vorstellung von dem Mechanismus des Trommelfells. Die spannenden Kräfte, welche auf den eingefügten Hammerstiel wirken, werden von einzelnen Sektoren und Streifen des Trommelfells ausgeübt, die teils vom zentralen Ende des Stieles, teils von seinen übrigen Punkten ausgehend nach den Punkten des kreisförmigen Randes überspringen. Wären alle diese Streifen unabhängig voneinander, so könnten sie gewissermaßen als Saiten von verschiedener Länge und wohl auch verschiedener Spannung angesehen werden, so daß ihnen verschiedene und ziemlich stetig aufeinander folgende Eigentöne zukommen. Diese Streifen sind nun in der Wirklichkeit nicht völlig freie, voneinander unabhängige Saiten, aber es werden doch gewiß einzelne unter ihnen schwingen können, ohne daß wenigstens die weit entfernten stark mitbewegt zu werden brauchen. Infolgedessen werden regelmäßig periodische Bewegungen durch Summierung der Energie sukzessiver Schwingungen, gegenüber Einzelschwingungen begünstigt, und doch Schwingungen von beliebiger Anzahl und Form ganz treu auf die Spitze des Hammerstieles übertragen. Denn unter den Membranstreifen werden sich immer solche finden, welche auf die gleichen Schwingungszahlen eines aus mehreren Tönen zusammengesetzten Klanges gestimmt sind. Sie werden daher in heftige Bewegung geraten und durch Zug an ihren Ansatzpunkten am Hammerstiel diesen in eine gleiche Anzahl von Schwingungen versetzen. Da aber dieser als starrer Körper nur als Ganzes schwingen kann, so werden in der Bewegungsform seines zentralen Endes die sämtlichen Komponenten vertreten sein.

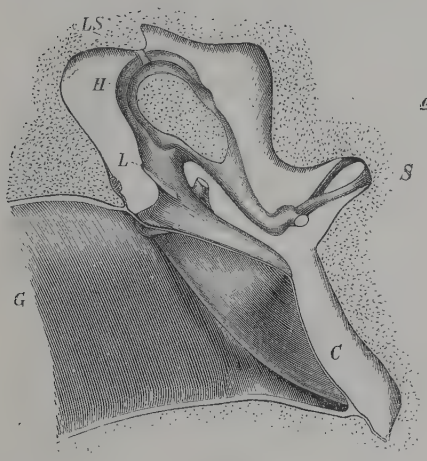
Die eigentümliche Form des Trommelfells hat auch dadurch eine wesentliche Bedeutung, daß die Exkursionen der Trommelfellmitte verkleinert werden, ihre Kraft aber sich vergrößert, was für die Zwecke der Schwingungsübertragung auf das Labyrinthwasser sehr wichtig ist (Helmholtz). Übrigens sind die Exkursionen des Trommelfells, wie besonders Heinrich nachgewiesen hat, von einer sehr kleinen Amplitude.

2. Die Gehörknöchelchen. Betreffend die Anatomie der Gehörknöchelchen verweise ich auf die anatomischen Lehrbücher und werde hier nur die für das Verständnis ihrer physiologischen Aufgabe wichtigsten Tatsachen bezüglich ihrer Befestigungsweise nach Hensen und Schwalbe kurz mitteilen (vgl. Fig. 59, 60).

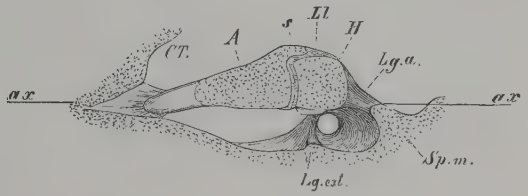
Der Hammer ist durch drei Ligamente mit der Wand der Paukenhöhle verbunden (Fig. 60). Unter diesen verläuft das Lig. anterius von dem Processus longus und im Umkreis von dessen Basis teils nach der Spina tympanica major (*Sp. m.*), teils durch

die Glasersche Spalte bis zur Spina angularis des Keilbeines. Das Ligamentum externum (*Lig. ext.*) ist ein straffes kurzes Band, welches von der ganzen hinteren Hälfte des Randes des Rivinischen Ausschnittes bis zur Spina tympanica minor gegenüber dem Hammer entspringt und von dieser verhältnismäßig langen Insertionslinie seine Fasern zu der Crista mallei zusammendrängt. Das Ligamentum superius (Fig. 59, *LS*) beschränkt die Beweglichkeit der Knochen nach abwärts.

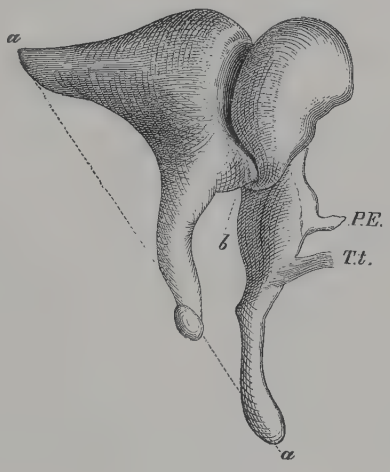
Die Spitze des kurzen Amboßschenkels wird durch einen mächtigen Bandapparat (Lig. incudis posterius) mit der gegenüberliegenden Wand der Paukenhöhle verbunden.



Figur 59.



Figur 60.



Figur 61.

Figur 59. Durchschnitt des Gehörgangs und der Trommelhöhle dicht hinter dem Hammerstiel und in der Richtung desselben, vom linken Ohr, viermal vergrößert, nach Hensen. *G*, Gehörgang; *C*, Cavum tympani; *S*, der Steigbügel; *H*, der Hammer, an dessen Hals bei *L* eine Leiste vorspringt, an welche sich die Ligamente ansetzen. Zwischen dem langen Fortsatz des Ambosses und dem Hammerstiel sieht man die Sehne des Tensor tympani; *LS*, Ligamentum superius. — Figur 60. Fast horizontaler Durchschnitt durch das Cavum tympani, *CT*, des rechten Ohres, viermal vergrößert, nach Hensen. Der Schnitt geht dicht über den Rivinischen Ausschnitt senkrecht gegen die Ebene der Figur 59. *H*, medialer Rand der Schnittfläche des Hammerkopfes. *A*, Amboß, dessen kurzer Fortsatz angeschnitten ist und durch Bandmasse befestigt mit der Spitze in seiner Knochennische ruht. Von der Spina major, *Sp. m.*, der Wand des Cavum tympani geht das Ligamentum anterius, *Lg. a.*, zum Hammer, sich bis zum Ligamentum laterale, *Ll.*, des Hammer-Amboßgelenks fortsetzend. Über dem Rivinischen Ausschnitt geht zum Hammer das Ligamentum externum, *Lig. ext.* — Figur 61. Hammer und Amboß, nach Helmholtz. *PE*, Processus Folianus; *Tt*, Tensor tympani; *b*, Sperrzahn des Ambosses.

Wenn sich das Trommelfell bei seinen Schwingungen nach innen oder außen bewegt, so geht natürlich auch der Hammerstiel in derselben Richtung, der Hammerkopf aber in entgegengesetzter.

Bei fast allen Ordnungen der Säugetiere findet sich zwischen Hammer und Amboß regelmäßig eine feste, teils knöcherne, teils knorpelige Anchylose, während bei anderen eine bindegewebige Verwachsung beider einander zugewendeten Knochenoberflächen vorliegt. Die Beweglichkeit zwischen diesen beiden Knochen ist also im besten Falle sehr gering, und unter

normalen Verhältnissen kann hier keine Verschiebung stattfinden. Es könnte hierdurch bei starken Auswärtsbewegungen des Trommelfelles die Gefahr entstehen, daß der Steigbügel aus dem Foramen ovale herausgerissen werden würde. Dem wird indessen durch die mittleren und vorderen Fasern des Ligamentum externum sowie durch das Ligamentum superius und die oberen Fasern des Ligamentum anterius vorgebeugt (H. Frey).

Denkt man sich Hammer und Amboß so aneinander gelegt, daß ihre Sperrzähne (Fig. 61, *b*) aneinander klemmen und beide sich wie ein zusammenhängender fester Körper bewegen, und daß ein Druck auf die Spitze des Hammerstiels diese nach innen treibt, so kann man das System der beiden Knöchelchen als einen einarmigen Hebel betrachten, dessen Hypomochlion da liegt, wo die Spitze des kurzen Fortsatzes des Ambosses sich nach außen gegen die Wand der Trommelhöhle anstemmt. Die Spitze des Hammergriffs stellt den Angriffspunkt der Kraft dar, die Spitze des langen Amboßfortsatzes den Punkt, auf den die Last, der Steigbügel, wirkt. Diese drei Punkte liegen nun sehr nahe in einer geraden Linie, so daß sich das Amboß-Steigbügelgelenk nur ganz wenig nach innen zu von der geraden Verbindungslinie der Spitze des Hammerstieles und der äußeren Seite des Amboß-Trommelhöhlengelenkes entfernt. Der Hebel *a a* ist etwa 9.5 mm lang, der kürzere Arm zwischen den beiden Spitzen des Ambosses etwa 6.3 mm, so daß derselbe gerade zwei Drittel des längeren beträgt.

Daraus folgt, daß, wenn Hammer und Amboß fest gegeneinander liegen, die Exkursion der Spitze des langen Amboßfortsatzes nur $^2/_3$ des Hammerstiels betragen wird, die Größe des Druckes aber, die jener auf den Steigbügel ausübt, $1^1/_2$ mal so groß sein wird als die Kraft, welche gegen die Spitze des Hammerstieles wirkt (Helmholtz).

Der Steigbügel ist einerseits durch starke Ligamente mit dem langen Amboßfortsatz verbunden, andererseits mittels seiner Basis in das ovale Fenster eingesetzt und dort mittels einer dünnen Membran befestigt. Der Steigbügel muß alle Bewegungen des langen Amboßfortsatzes mitmachen, und seine Platte wird also bei der Einwärtsbewegung des Trommelfells in das Labyrinth hineingedrückt. Dabei findet auch eine geringe Drehung um die Längsachse der Platte statt. Dem Eindrücken der Steigbügelplatte wird durch die Unnachgiebigkeit der Befestigungsmembran eine Grenze gesetzt.

Die Schallübertragung durch die Gehörknöchelchen auf das innere Ohr könnte endweder dadurch, daß diese als ein Ganzes schwingen, oder auch durch molekulare Bewegungen in den Gehörknöchelchen stattfinden. Letzteres ist jedoch nicht der Fall. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Schalles in Knochen beträgt etwa 2000 m pro Sekunde. Der höchste hörbare Ton macht etwa 20000 Schwingungen, seine Wellenlänge in den Knochen ist also $2000000 : 20000 = 100$ mm. Der Hammerstiel ist 1 mm dick, also nur $^1/_{100}$ der betreffenden Wellenlänge. Bei jeder Schwingung wirkt daher während $^{49}/_{100}$ der Periode auf alle Moleküle des Hammerstieles ein Druck nach innen; während je $^1/_{100}$ der Periode ist die eine Hälfte der Moleküle demselben Druck, die andere Hälfte einem Zug ausgesetzt, und während der letzten $^{49}/_{100}$ der Periode wirkt der Zug auf alle Moleküle. Weil nun also alle Moleküle des Hammerstieles während jeder Hälfte der Periode in eine und dieselbe Richtung gedrängt werden, müssen natürlich die ganze Masse des Hammers sowie die übrigen Gehörknöchelchen in derselben Richtung bewegt werden. Bei weniger frequenten Schwingungen gilt dies natürlich a fortiori. Die

Fortpflanzung des Schalls von dem Trommelfell nach dem Labyrinth geschieht also durch Massenschwingungen der Gehörknöchelchen.

Diese Schlußfolgerung ist von Politzer durch direkte Versuche bestätigt worden. Er klebte Fäden auf Hammer und Amboß und ließ sie auf einen rotierenden Zylinder schreiben. Einfache Töne, Schwebungen und etwas zusammengesetzte Schwingungen wurden so gezeichnet.

Das von einem dünnen Häutchen geschlossene runde Fenster soll wohl vor allem als ein elastischer Verschluß der Perilymphe des Labyrinthes die Möglichkeit zum Ausweichen bei den Schwingungen der in das ovale Fenster eingesetzten Steigbügelplatte geben. In derselben Richtung wirken wahrscheinlich auch der Aquaeductus vestibuli und der Aquaeductus cochleae, welche beiden an bestimmten Stellen der inneren Oberfläche des knöchernen Labyrinthes beginnen und auf der Außenfläche des Felsenbeines ausmünden. Die Endolymphe hat eine Schutzvorrichtung in dem Ductus endolymphaticus, welcher einerseits mit dem Utriculus und Sacculus sowie dadurch mit der Scala media der Schnecke in Verbindung steht, andererseits das Felsenbein durchsetzt und an dessen hinterer Oberfläche unterhalb der harten Hirnhaut in eine kleine Blase endigt.

Das runde Fenster dürfte außerdem dazu dienen können, Schwingungen dem Labyrinth zuzuleiten, was man bei unnachgiebig verschlossenem ovalem Fenster in der Tat beobachtet hat.

Auch durch die knöcherne Wand des Labyrinthes dürften Schallwellen nach dem inneren Ohr fortgepflanzt werden können.

Über den Umfang der Bewegungen im Schallleitungsapparat des menschlichen Ohres hat Bezold mittels eines in den oberen Bogengang eingesetzten kapillaren Manometers folgende Zahlenangaben mitgeteilt. Bei offener Trommelhöhle beträgt die maximale Bewegung infolge von Druckschwankungen im äußeren Gehörgang im Durchschnitt 0.04 mm. Davon kommt etwa $^1/_4$ auf die Bewegung nach innen und $^3/_4$ auf die Bewegung nach außen. Das Bewegungsmaximum des Hammergriffes bei Luftdruckschwankungen im äußeren Gehörgang beträgt etwa 0.76 mm, wovon etwa $^1/_3$ auf die Einwärts- und $^2/_3$ auf die Auswärtsbewegung fallen. Das entsprechende Bewegungsmaximum beim unteren Ende des langen Amboßfortsatzes beträgt 0.21 mm. Auch hier verhalten sich die Bewegungen nach innen und nach außen etwa wie 1 : 2. Am isolierten ovalen Fenster betragen die Exkursionen der Steigbügelplatte, wenn die Stapediussehne erhalten ist, etwa 0,063 mm und sind in beiden Richtungen etwa gleichgroß. Die Beweglichkeit der Membran des isolierten runden Fensters ist etwa 4mal größer.

Die Erscheinung, daß bei Druckschwankungen im äußeren Gehörgang die Auswärtsbewegung der Gehörknöchelchen einen größeren Umfang als die Einwärtsbewegung hat, ist von dem eigentümlichen Bau des Trommelfells bedingt, denn auch an der nach demselben Prinzip gebauten, also trichterförmigen Membran des Sprachzeichners von Hensen wird die Mittellage der Vibration von der absoluten Ruhelage in ganz derselben Weise abgelenkt (Pipping).

Diese Asymmetrie der Schwingungen wird zum Teil wenigstens durch den M. tensor tympani korrigiert, wie daraus hervorgeht, daß die Auswärtsbewegung des Gehörknöchelchens nach Durchschneidung der Tensorsehne wesentlich zunimmt (Bezold).

3. Die inneren Muskeln des Ohres sind der M. tensor tympani und der M. stapedius, von welchen jener hauptsächlich wenigstens vom N. trigeminus, dieser vom N. facialis innerviert ist.

Der Tensor tympani zieht den Hammerstiel und damit also auch die Mitte des Trommelfells nach innen. Wenn dabei die Sehne des Stapedius durchschnitten ist, kann man eine geringe Vorwölbung an der Membran des runden Fensters wahrnehmen (Kato).

Einige Individuen können den Tensor willkürlich zusammenziehen; dabei empfindet die Versuchsperson subjektiv ein starkes, brausendes, dem Muskelgeräusch ähnliches Geräusch (Mangold).

Durch Schallreize wird der Tensor bei der Katze, dem Kaninchen und dem Menschen reflektorisch erregt; die solcherart ausgelöste Zusammenziehung dauert etwa ebenso lange als der Gehörreiz und wird sowohl durch hohe als durch tiefe Töne hervorgerufen. Sie kann also nicht als Akkommodationserscheinung für verschieden hohe Töne aufgefaßt werden. Nur muß bei den tiefen Tönen die Schallstärke größer als bei den hohen sein (Hensen, Hammerschlag, Köhler, Kato). Dieser Reflex findet unter Mitwirkung subkortikaler Zentren statt; die proximale Grenze der hierbei beteiligten Gehirnteile reicht etwa bis an die hinteren Vierhügel.

Wie direkte Beobachtungen am bloßgelegten M. stapedius ergeben haben, kontrahiert sich auch dieser Muskel reflektorisch auf Schallreize, und zwar dauert die Zusammenziehung, ganz wie die des Tensors, etwa ebenso lange als die Reizung. Auch beim Affen ist dieser Reflex nachgewiesen worden.

Also wirken die beiden Muskeln des inneren Ohres gleichzeitig, der Stapedius spricht aber schon bei bedeutend geringeren Reizintensitäten als der Tensor an (Kato), und beim Menschen wird der Tensor, wie es scheint, erst bei sehr starken Schallreizen tätig.

Da also der Tensor sich nie allein, sondern immer in Begleitung des Stapedius auf Schallreize reflektorisch kontrahiert, kommt es unter normalen Verhältnissen wohl niemals zu einem Einwärtstreiben des Steigbügels in das Foramen ovale. Wenn die Kraft der Tensorkontraktion größer ist als die der Stapediuszusammenziehung, so wird die Einwärtsbewegung des Trommelfells größer. Dagegen ist eine von der Zusammenziehung der inneren Ohrmuskeln, d. h. von einem Übergewicht des Stapedius, hervorgerufene Auswärtsbewegung des Trommelfells nie beobachtet worden.

Wenn ein Ton genügend lange tönt, so ermüdet das Ohr und die soeben erwähnten Reflexe erscheinen nicht mehr, beim Kaninchen schon nach 7 Minuten. Nach Durchschneidung der inneren Muskeln am einen Ohr hören die von diesem ausgelösten Reflexe an den inneren Muskeln des zweiten Ohres viel schneller als sonst auf, was zeigt, daß die schädigende Wirkung intensiver Schallreize jetzt viel schneller als sonst auftritt (Kato).

Diese Muskeln müssen daher, wie schon J. Müller lehrte, als Schutzapparate für das Labyrinth in dem Sinne aufgefaßt werden, daß sie durch ihre Kontraktion die Intensität der Schallreize abschwächen.

Bei sehr schwachen Schallreizen bleiben beide Muskeln ruhend oder bei ihrem normalen Tonus; dadurch, nicht aber durch seine Zusammenziehung kann der Stapedius möglicherweise in hörverbesserndem Sinne wirken.

4. Die Trommelhöhle und die Ohrtrompete. Die Aufgabe des mittleren Ohres, die Schwingungen der Luft auf das Labyrinth zu übertragen, wird natürlich um so genauer erfüllt, wenn jede Zufuhr von Schallwellen von anderen Seiten möglichst ausgeschlossen wird. Ferner darf die Trommelhöhle, wenn irgend möglich, keinen Eigenton haben, und endlich dürfen dort keine größeren, und vor allem keine bleibenden Druckveränderungen stattfinden.

Diesen Anforderungen wird durch den Bau der Trommelhöhle, wie leicht ersichtlich, im großen und ganzen Genüge getan. Die Trommelhöhle

nebst ihren Nebenhöhlen ist auf einmal ziemlich klein und hat eine sehr unregelmäßige Form — dadurch wird das Mittönen bei speziellen Tönen möglichst vermieden, andererseits aber werden, wie es scheint, die Töne im allgemeinen verstärkt.

Der Druck innerhalb der Trommelhöhle wird durch die mit dem Schlund kommunizierende Ohrtrompete, die Tuba Eustachii, reguliert.

Normal ist diese Röhre wohl ziemlich luftdicht geschlossen. Der Verschluß wird indes sehr oft gelichtet, wie z. B. bei jedem Schlucken.

Hierdurch gleichen sich etwa vorhandene Druckschwankungen in der Trommelhöhle aus. Daher ist es bei dem Aufenthalt in sogen. pneumatischen Kabinetten, wo der Luftdruck beträchtlich gesteigert ist, zweckmäßig, sehr oft zu schlucken. Außerdem wird die Tuba auch bei starker Inspiration und bei der Phonation, obwohl in geringerem Grade als bei dem Schlucken, geöffnet.

Die Tuba besitzt ein Flimmerepithel, welches etwa vorhandenen Schleim usw. in der Richtung nach dem Schlund bewegt.

§ 3. Die Reizung der Gehörnerven.

Die Schwingungen der Steigbügelplatte werden auf die Perilymphe übertragen, und die Schwingungen der letzteren versetzen ihrerseits die Endolymphe in Schwingungen.

a. Die Resonatoren in der Schnecke.

Wie schon bemerkt (II, S. 155), führt uns die Klanganalyse zu der Annahme, daß sich im Ohr für die verschiedenen wahrnehmbaren Töne Resonatoren vorfinden.

Man könnte auch die Hypothese aufstellen, daß die Fasern der Gehörnerven selbst von der Endolymphe in Schwingungen versetzt werden, welche mit derjenigen des Zuleitungsapparates genau übereinstimmen.

Gegen diese Hypothese können indes mehrere Einwendungen geltend gemacht werden, vor allem die, daß wir in anderen Gebieten der Physiologie gar keine Analogie dazu haben, daß ein Nerv in molekulare Schwingungen von bis zu 20000 pro Sekunde versetzt werden könne. Ferner gibt es einige Beobachtungen, die, wie es scheint, direkt für die Resonatorenhypothese sprechen.

Unter Anwendung eines Instrumentariums, welches ihm erlaubt, die Tonhöhe von den tiefsten bis zu den höchsten Lagen ohne jede Unterbrechung zu verändern, hat Bezold gefunden, daß sich bei verschiedenen Individuen größere oder kleinere Lücken in der Reihe der wahrnehmbaren Töne vorfinden. Einige zeigen Defekte sowohl an der oberen als an der unteren Grenze der Tonreihe, andere nur an der unteren, wieder andere nur an der oberen Grenze; auch kommen Lücken verschiedenen Umfanges innerhalb der Kontinuität der Tonskala vor. Diese Lücken würden durch Fehlen der entsprechenden Resonatoren bedingt sein.

Wenn man von einem entfernten Zimmer aus mittels zweier Telephone die Schwingungen einer Stimmgabel den beiden Ohren zuleitet, so wird der dabei empfundene Ton

gerade in die Medianebene verlegt. Wird der Ton dagegen nur dem einen Ohr, aber genügend lange zugeführt, und werden dann die beiden Telephone angelegt, so hört man den Ton nicht mehr in der Medianebene, sondern nach der Seite des nicht-ermüdeten Ohres. Man hat also hier eine einfache Methode, um sich von der Ermüdung eines Ohres zu vergewissern. Wenn man nun das eine Ohr für einen Ton von z. B. 360 Schwingungen ermüdet und gleich nachher einen Ton von 365 Schwingungen den beiden Ohren zuführt, so zeigt das für den Ton von 360 Schwingungen ermüdete Ohr gar keine Spur von Ermüdung. Der auf 360 Schwingungen gestimmte Resonator würde also nicht von dem höheren Ton wesentlich in Anspruch genommen werden.

Wir können uns also die Tonanalyse in folgender Weise vorstellen. Im inneren Ohr befindet sich eine große Zahl von Resonatoren, welche für verschiedene Töne gestimmt sind und angesprochen werden, wenn Schwingungen entsprechender Frequenz der Endolymphe zugeführt werden. Jeder dieser Resonatoren beeinflußt in irgendeiner Weise eine Nervenfaser. Die solcher Art ausgelöste Erregung wird nach dem Gehirn fortgepflanzt und ruft dort, je nach dem erregten Nerven, die Wahrnehmung des einen oder anderen Tones hervor.

Die hier postulierte qualitative Verschiedenheit der durch die verschiedenen Nervenfasern des Gehörnerven ausgelösten Empfindungen bietet eine große Ähnlichkeit mit der Verschiedenheit der durch die Hautnerven ausgelösten Empfindungen dar, insofern diese sich durch ihre Lokalzeichen unterscheiden.

Damit diese Hypothese überhaupt möglich sei, ist es notwendig, zu untersuchen, inwiefern die als Resonatoren anzunehmenden Bildungen im inneren Ohr hinsichtlich ihrer Menge genügen, um die Unterscheidungsfähigkeit des Ohres für verschiedene Töne zu erklären.

Nur ausnahmsweise begegnet man einem Menschen, der nicht bestimmt angeben kann, welcher von zwei nacheinander angeschlagenen Tönen der höhere ist, vorausgesetzt, daß ihr Intervall genügend groß ist. Bei musikalisch begabten Individuen ist diese Fähigkeit eine sehr große. Nach Preyer können geübte Menschen in der Gegend von a^{I} bis c^{II} einen Unterschied von 0.3—0.5 Schwingung noch erkennen; bei tieferen und höheren Tönen ist indes die Unterscheidungsfähigkeit eine viel geringere, z. B. bei c^{V} kommen Irrtümer bis zu 100 und mehr Schwingungen vor. — Bei einer Verstimmung von 0.35 Schwingung fand M. Meyer, daß die Prozentzahl richtiger Fälle für die Töne 100, 200, 400, 600 und 1200 Schwingungen bzw. 71, 83, 80, 84 und 67 betrug. — Bei Anwendung der musikalischen Intervalle als Prüfungsobjekte verhielt sich in der 3-, 4- und 5-gestrichenen Oktave die Gesamtzahl der Verwechslungen durchschnittlich wie 8:25:72 (in Prozent ausgedrückt). Ungeübte Personen unterscheiden zwischen c und c^{III} eine Differenz von 8—16 Schwingungen. Kontinuierliche Höhenänderungen werden, innerhalb gewisser Grenzen wenigstens, nach Stern besser als die entsprechenden Tonunterschiede bemerkt.

Für gleichzeitige Töne ist die Unterscheidungsfähigkeit erheblich geringer; in der Tonregion von 800 Schwingungen (etwa g^{II}) tritt auch bei sehr geübten Individuen eine deutliche Unreinheit erst bei einer Differenz der Schwingungszahlen von etwa 7.5—9 Schwingungen auf; in derselben Lage werden die beiden Töne bestimmt als zwei erkannt, wenn ihre Differenz 9—12 Schwingungen beträgt; bei höheren Tonlagen ist die Unterschiedsempfindlichkeit noch geringer, so daß z. B. Töne von 4000 und 4800 Schwingungen durchaus als ein Ton erscheinen (Schäfer und Guttmann).

Nach einer Überschlagsrechnung von Helmholtz wären etwa 4200 Resonatoren für die sieben Oktaven der musikalischen Instrumente, d. h. 600 für jede Oktave, jedenfalls genügend, um die Unterscheidung kleiner Teile eines halben Tones, soweit eine solche möglich ist, zu erklären. Dazu würden noch 300 Resonatoren für die in der Musik nicht gebrauchten Töne nötig sein, also im ganzen 4500 Resonatoren.

Aber selbst wenn es sich herausstellen sollte, daß eine viel größere Zahl als 4500 Tonstufen in der ganzen Skala unterscheidbar wäre, so läge, nach Helmholtz, darin kein Hindernis für unsere Annahme. Denn wenn ein Ton angegeben wird, dessen Höhe zwischen der von zwei benachbarten Resonatoren liegt, so wird er beide in Mitschwingung versetzen, denjenigen aber stärker, dessen eigenem Tone er näher liegt.

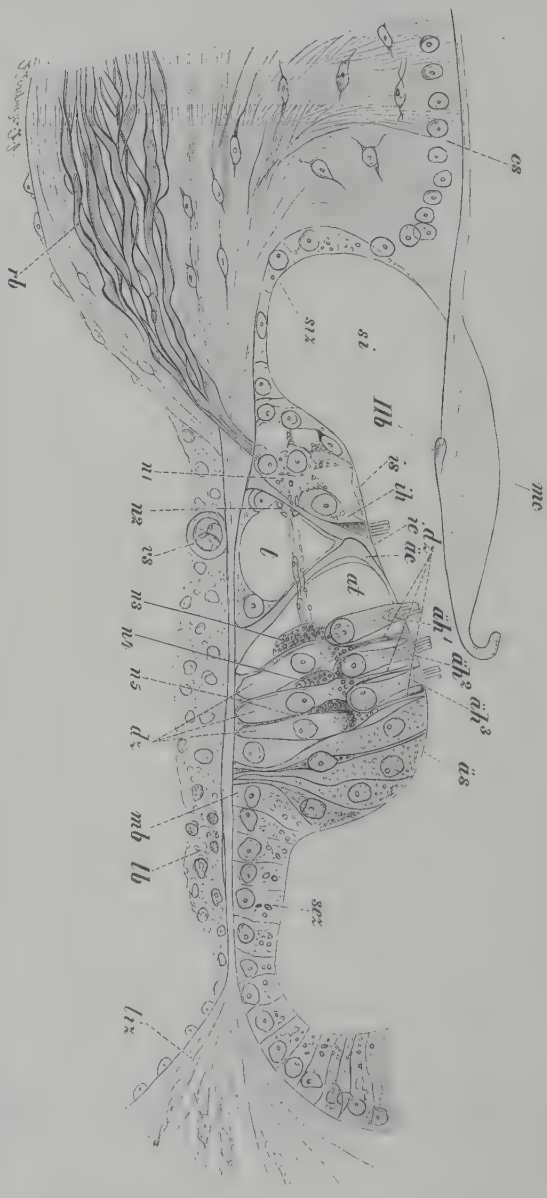
Wie schon bemerkt, ist es ziemlich wahrscheinlich, daß die Bogengänge und die Otolithensäcke höchstens bei der Wahrnehmung von Knallen und Geräuschen mitbeteiligt sind (vgl. II, S. 123). Dagegen spricht der ganze Bau der Nervenendigungen in der Schnecke dafür, daß wir hier das periphere Organ der Tonanalyse zu suchen haben.

Auf der Membrana basilaris (Fig. 62, *mb*) ruht das Cortische Organ. Dasselbe besteht aus einer sehr großen Anzahl stäbchenförmiger Bildungen, den Cortischen Pfeilern (*ic*, *äc*), welche in der ganzen Länge der Schnecke nebeneinander gestellt und aus je zwei durch ein Gelenk untereinander verbundenen Teilen zusammengesetzt sind. Nach innen und außen hin sind diese Pfeiler von eigentümlichen Epithelzellen umgeben, unter welchen einige, die äußeren (*äh*) und inneren (*ih*) Haarzellen, Haare tragen, welche frei in die Endolymphe herausragen. Diese Zellen stehen mit den Endigungen des Gehörnerven in Verbindung. Die Membrana basilaris ist an verschiedenen Stellen der Schnecke verschieden breit und enthält Fasern, welche in querer Richtung durch die Schnecke gespannt sind. Sie sind in eine glashelle Schicht eingebettet.

Unter diesen Gebilden müssen sich die postulierten Resonatoren vorfinden, und ihre Zahl ist zu diesem Zwecke vollkommen genügend, denn nach G. Retzius enthält die Schnecke beim Menschen 5600 innere Pfeilerzellen, 3850 äußere Pfeilerzellen, 3500 innere Haarzellen, 12000 äußere Haarzellen (in vier Reihen), sowie 24000 Fasern in der Membrana basilaris.

Welche unter diesen Gebilden die Resonatoren darstellen, darüber können wir nur Vermutungen aussprechen. Ursprünglich schrieb Helmholtz den Cortischen Pfeilern diese Funktion zu; später aber gab er diese Ansicht auf, weil die Vögel und Reptilien in ihrem Gehörorgan keine solchen haben. Nachdem dann Hensen die verschiedene Breite der Mem-

brana basilaris in verschiedenen Teilen der Schnecke festgestellt hatte, suchte Helmholtz die Resonatoren in den verschiedenen Saiten der genannten Membran. Denn in einer Membran, wo die Spannung in der Längsrichtung klein ist gegen die Spannung in der Querrichtung, verhalten sich die Radiärfasern wie ein System von gespannten Saiten, deren membranöse Verbindung nur dazu dient, dem Drucke der Flüssigkeit gegen diese Saiten eine Handhabe zu geben, und jede Saite wird daher unabhängig von den anderen ihre Schwingungen ausführen. Endlich könnten auch, wie Kolmer ausführt, die postulierten Resonatoren in den Haarzellen gefunden werden, da diese wegen ihrer verschiedenen Größe und ihrer sonstigen anatomischen Eigenschaften und Verbindungen mit anderen Zellen dazu sehr geeignet scheinen, die Energie der Außenwelt in den nervösen Prozeß umzuwandeln.



Figur 62. Das Cortische Organ beim Menschen, nach G. Retzius. *mc*, Membrana tectoria; *rb*, Nervenfasern des Ramulus basilaris; *siz*, Epithel des Sulcus spiralis internus; *mb*, Membrana basilaris; *lz*, Ligamentum spirale; *tb*, tympanale Belegschicht spir. Bindegewebszellen; *vs*, Vas spirale; *n1*, innerer Zug spiraler Nervenfasern; *n2*, spiraler Tunnelfaserzug; *n3*, *n4*, *n5*, äußere Züge spiraler Nervenfasern; *is*, innere Stützzellen; *ih*, innere Haarzellenreihe; *äz*, innere Pfeilerzellen; *äz*, äußere Pfeilerzellen; *t*, Tunnelraum; *äh1*, *äh2*, *äh3*, äußere Haarzellen; *dz*, Deiterssche Zellen; *ës*, Hensensche Stützzellen; *sez*, Epithel des Sulcus spir. externus.

Ein schwacher Punkt in der Auffassung der Fasern in der Membrana basilaris als Resonatoren liegt darin, daß diese so außerordentlich kurz sind (die längsten sind beim Neugeborenen nur etwa 0.495 mm lang), denn wir kennen keine so kurzen Saiten, die auf so tiefe Töne, wie wir noch zu hören vermögen, abgestimmt wären. Auch die von Wien beobachteten außerordentlich großen Differenzen zwischen den

Schwellenwerten verschieden hoher Töne bereiten, wenn sie sich bestätigen, der Resonatorenhypothese überhaupt sehr große Schwierigkeiten (vgl. II, S. 82). Gegen die Resonatorenhypothese spricht noch KALISCHERS Befund, daß Hunde, trotz sehr umfangreicher Zerstörung der Schnecke, dennoch vermögen, hohe und tiefe Töne zu unterscheiden.

Für die betreffende Hypothese sprechen dagegen, nebst den schon erwähnten Lücken in der Tonreihe, gewissermaßen die Erfahrungen über lokale Schädigungen des Cortischen Organes nach Einwirkung bestimmter Töne. An einem Meerschweinchen wurde anfangs täglich, dann jeden 2.—3. Tag der Ton c^{III} mittels einer ziemlich reinen Pfeife in den Gehörgang einigemal geblasen. Als Folge davon erschien ein totaler Defekt im Cortischen Organ in der Höhe der zweituntersten Windung, während die übrigen Windungen durchaus normal waren (WITTMACK). Über entsprechende Resultate berichtet auch YOSHII, der hinzufügt, daß die Schädigung der Schnecke bei höheren Tönen näher der Schneckenbasis als bei tieferen Tönen liegt.

Gegen diese Versuche als Beweisgründe für die Resonatorenhypothese läßt sich, wie EWALD bemerkt, einwenden, daß die am Cortischen Organ beobachteten Schädigungen eine viel größere Ausdehnung hatten, als man von dem Wirkungsbereich eines einzelnen Tones hätte erwarten können. Nach HOESSLI sind indessen die ersten Anfänge der betreffenden Alteration auf eine ganz zirkumskripte Stelle beschränkt und die Zerstörung breitet sich von hier aus erst bei länger dauernden Versuchen nach beiden Seiten aus; auch fand HOESSLI, daß beim gleichzeitigen Tönen von c^{V} und h^{II} das Cortische Organ an zwei voneinander durch normale Zwischenpartien getrennten Stellen verändert wurde.

Um die etwa im Ohr vorhandenen Resonatoren zu charakterisieren, haben wir unter anderem folgende Erfahrungen.

Unter Anwendung der Sirene bestimmten ABRAHAM und K. SCHÄFER die Grenze, bis zu welcher zwei wechselweise angegebene Töne noch isoliert wahrgenommen werden konnten, ohne zu einem Akkorde zu verschmelzen, und fanden, daß die Dauer des einzelnen Tones dabei etwa 0.028—0.043 Sekunde betrug. Es wurde also jeder Ton 12—18mal in der Sekunde angegeben. Auf das Resultat übten die absolute Tonlage (von der großen bis zur viergestrichenen Oktave) und das musikalische Intervall der Töne keinen nennenswerten Einfluß aus.

Aus dieser Erfahrung folgt, daß alle Töne, unabhängig von ihrer Höhe, dieselbe Abklingezeit haben, sowie daß die Abklingezeit der Empfindung (und also a fortiori die der Resonatoren) beträchtlich kürzer als etwa 0.03 Sekunde sein muß, denn sonst würden die beiden Töne nicht deutlich getrennt als Triller gehört werden können.

Beim ersten Anblicke scheinen diese Ergebnisse dem aus sehr zahlreichen Beobachtungen hergeleiteten Satz zu widersprechen, daß bei den in der Musik angewandten Instrumenten der Triller verschwommen wird, wenn jeder Ton mehr als etwa 4—5mal in der Sekunde angeschlagen wird, sowie daß der Triller in einer tiefen Tonlage bei einer Geschwindigkeit schon verschwommen klingt, bei der er in höheren Tonlagen noch ganz rein empfunden wird. Demgegenüber bemerkt ABRAHAM, daß die Töne der musikalischen Instrumente auch physikalisch nachklingen, während dies mit den Tönen der Sirene nicht der Fall ist, und daß sich die Dauer dieses Nachklingens nach der Länge der Saite richtet, indem jene um so länger ist, je länger die Saite.

Um einen Schall überhaupt als einen Ton zu erkennen, sind nach MACH 4—5 Schwingungen notwendig, während nach EXNER etwa 17 Schwingungen genügen, um einen von zwei bestimmten Tönen von 128, bzw. 64 Schwingungen zu unterscheiden. Später haben ABRAHAM und BRÜHL für Sirenentöne nachgewiesen, daß von der Kontraoktave bis zur Mitte der viergestrichenen Oktave schon zwei Schwingungen ein Urteil über die absolute Tonhöhe gestatten. Dabei ist eine Wiederholung der einzelnen Tonstöße nicht unbedingt nötig; indes wird die Urteilszeit geringer, wenn die Tonstöße mehrmals nacheinander erfolgen. Für g^{IV} (3168 Schwingungen) beträgt demgemäß die

absolute Zeit nur 0.00063 Sekunde und für C_1 (32 Schwingungen) 0.0606 Sekunde. Für höhere Töne steigt die Zahl der erforderlichen Schwingungen stetig an, und zwar ist sie für 5020 Schwingungen 4, für 6000 Schwingungen 5, sowie für 7040 Schwingungen 10 Schwingungen. Um bei Anwendung von gedeckten hölzernen Orgelpfeifen die Tonhöhe zu bestimmen, brauchte DE GROOT im Intervall G bis c^{II} 5—10 Schwingungen, bei c^{III} 23, bei c^{IV} 31 und bei g^{IV} 47 Schwingungen.

Damit der Gehöreindruck seine volle subjektive Stärke erreicht, bedarf es einer meßbaren Zeit, und zwar beträgt diese bei geringen objektiven Intensitäten etwa 1.5 Sek.; mit wachsender Intensität nimmt die zur Erreichung des Maximums erforderliche Zeit immer mehr ab (KAFKA).

Die Höhe eines Tones wird nicht ausschließlich durch den Vergleich mit einem anderen gegebenen wahrgenommen, denn die allermeisten Menschen können entscheiden, ob ein gerade vorhandener Ton ein tiefer oder ein hoher ist. Die Erregungen der verschiedenen Nervenfasern des Acusticus vermitteln also gewissermaßen auch absolute Werte der Tonwahrnehmungen. Jedoch ist das betreffende Vermögen im allgemeinen nur sehr wenig ausgebildet. Es finden sich aber Menschen, welche, ohne daß irgendwelcher Vergleichston (Stimmgabel) angegeben wird, dennoch mit einer ausgezeichneten Genauigkeit die absolute Höhe eines Tones angeben können. Man nennt diese Fähigkeit das absolute Gehör.

Das relative Gehör[1]) kann sehr fein ausgebildet sein, ohne daß das betreffende Individuum darum ein absolutes Gehör besitzt, woraus hervorzugehen scheint, daß das absolute Gehör gewissermaßen als angeboren zu betrachten ist. Dafür spricht auch die Beobachtung, daß man bei solchen Menschen schon im Alter von nur fünf Jahren das absolute Gehör beobachtet hat.

Für das absolute Gehör ist die Klangfarbe des Tones von Bedeutung, indem viele Menschen die absolute Höhe eines Tones nur bei gewissen musikalischen Instrumenten unterscheiden können. Die Bestimmung der absoluten Tonhöhe wird ferner bei einer mittleren Tonlage leichter und sicherer als bei einer sehr hohen oder sehr tiefen; dies hängt unzweifelhaft damit zusammen, daß auch das relative Gehör bei den Extremen der musikalisch anwendbaren Tonhöhen unvollkommener als bei einer mittleren Tonlage ist (v. KRIES).

b. Einwendungen gegen die Resonatorentheorie.

Die hier dargestellte Theorie von HELMHOLTZ schmiegt sich an die meisten der bis jetzt erwähnten akustischen Tatsachen außerordentlich gut an. Es finden sich aber verschiedene Umstände, welche der Theorie Schwierigkeiten machen und daher hier nicht ganz unerörtert bleiben können.

1. Die Phasenverschiebung. Die Helmholtzsche Theorie setzt voraus, daß jeder dem Ohr zugeführte Klang durch die Ohrenresonatoren in einfache Sinusschwingungen zerlegt wird und daß also die Empfindung, welche von zweien oder mehreren gleichzeitig klingenden Tönen hervorgerufen wird, ganz unabhängig von der Phasenverschiebung sein muß. Nach R. KOENIG wäre dies aber nicht der Fall. Eine eingehende Untersuchung von HERMANN hat indes gezeigt, daß die Phasenverschiebung für die Klangwahrnehmung gar keine Bedeutung hat, denn die Klangfarbe wird weder durch die zeitliche Umkehrung des akustischen Vorganges, noch durch die Umkehrung in bezug auf die Bewegungsrichtung in irgendwelcher Weise verändert. Wegen der Asymmetrie des schallleitenden Apparates führen indessen gewisse Arten von Phasenverschiebung der Luftschwingungen Amplitudenstörungen in der dem Labyrinth mitgeteilten Bewegung herbei (PIPPING).

[1]) Als relatives Gehör bezeichnen wir das Vermögen, durch Vergleich eines Tones mit einem anderen gegebenen die Tonhöhe anzugeben.

2. Die Schwebungen. Eine andere Schwierigkeit liegt in dem Auftreten von Schwebungen. Wenn zwei Töne gleichzeitig klingen, deren Schwingungszahlen nicht zu viel differieren, so entstehen Schwebungen durch die Interferenz. Wenn z. B. der Unterschied der Schwingungszahlen pro 1 Sekunde 1 Schwingung beträgt und anfangs die Schwingungen der beiden Töne genau gleichzeitig sind, so müssen die des tieferen Tones allmählich nach denen des höheren kommen, und nach einer halben Sekunde entspricht einem Wellenberg bei dem einen Ton ein Wellental bei dem anderen; nach noch einer halben Sekunde wird die ursprüngliche Lage wieder erreicht. Und im allgemeinen wenn n die Schwingungszahl des einen Tones und $n+1$ die des anderen Tones in derselben Zeit t ist, so wird die Tonstärke zu den Zeiten o, t, $2t$, $3t$, $4t$ usw. verstärkt, und zu den Zeiten $^1/_2 t$, $1^1/_2 t$, $2^1/_2 t$ usw. geschwächt. Die Zahl der Schwebungen in der Sekunde ist immer gleich der Differenz der Schwingungszahlen der beiden Töne. Hierdurch wird der Toneindruck seiner Intensität nach unaufhörlich schwankend, was, ganz wie ein flatterndes Licht, einen sehr unangenehmen Gefühlston hat. Die höchste Zahl der hörbaren Schwebungen wird nach Stumpf auf etwa 400 pro Sekunde angesetzt.

Die Deutlichkeit, mit welcher die Schwebungen erscheinen, und die dadurch bedingte Rauhigkeit des Zusammenklanges ist abhängig sowohl von dem absoluten Unterschied der Schwingungszahlen, als auch von dem Intervall der beiden Töne. Unter Intervallen, welche die gleiche Anzahl von Schwebungen geben, sind die tieferen immer mehr frei von Rauhigkeit, während auf der anderen Seite bei gleich großen Tonstufen die Schwebungen in den hohen Lagen wegen wachsender Anzahl immer undeutlicher werden. Die Schwebungen eines halben Tones erhalten sich bis zur oberen Grenze der viergestrichenen Oktave deutlich; die eines ganzen Tones, welche in tiefer Lage sehr deutlich und kräftig sind, werden an der oberen Grenze der dreigestrichenen Oktave kaum noch hörbar. Die große und kleine Terz dagegen, welche in der Mitte der musikalischen Tonreihe als Konsonanzen betrachtet werden dürfen, klingen in den tieferen Oktaven sehr rauh und geben deutliche Schwebungen.

Aus der oben (II, S. 165) erwähnten Tatsache, daß zwei gleichzeitige Töne viel schwieriger als zwei nacheinander klingende unterschieden werden können, ist es ersichtlich, daß ein Ton von bestimmter Schwingungszahl nicht einen einzigen, sondern mehrere benachbarte Resonatoren in der Schnecke erregt, wobei natürlich deren Resonanz um so stärker sein muß, je genauer sie für den augenblicklich klingenden Ton gestimmt sind. Wenn zwei einander nahe genug liegende Töne angegeben werden, so wird daher eine Reihe von Resonatoren, welche von allen beiden beeinflußt werden, angeregt; da nun die objektive Tonstärke wegen der Interferenz unaufhörlich wechselt, muß auch die Resonanz der den beiden Tönen gemeinsamen Resonatoren und also die subjektiv empfundene Tonstärke entsprechende Variationen darbieten, was nicht der Fall sein könnte, wenn die beiden interferierenden Töne nur je einen bestimmten Resonator erregen würden.

Auch sonstige Erscheinungsweisen von Schwebungen, welche hier indes nicht besprochen werden können, lassen sich aus demselben Gesichtspunkte unschwer erklären.

3. Die Kombinationstöne. Beträchtlich schwieriger ist es, die Kombinationstöne mit der betreffenden Hypothese in Einklang zu bringen.

Wenn zwei Töne von verschiedener und nicht zu nahe liegender Höhe gleichzeitig angegeben werden, hört man, wie dies zuerst von Sorge (1740) und Tartini beobachtet wurde, einen wirklichen Ton, dessen Schwingungszahl die Differenz der Schwingungszahlen der beiden Töne ist. Beim Zusammenklingen des Grundtons und der Quinte (Verhältniszahl 2:3) hört man also die tiefere Oktave des Grundtones, bei dem Grundton und der Quarte (Verhältniszahl 3:4) die tiefere Duodecime des Grundtones usw. Mit dem ersten Primärton bildet der erste Differenzton einen zweiten

Differenzton usw. Unter Umständen wird außerdem, wenn auch nur in ganz seltenen Fällen, ein Ton wahrgenommen, dessen Schwingungszahl gleich der Summe der beiden Töne ist (Helmholtz). Man faßt diese Differenz- und Summationstöne als Kombinationstöne zusammen.

Mit den Differenztönen nahe verwandt sind die Intermittenztöne, welche dadurch entstehen, daß ein einfacher Ton n mal in der Sekunde intermittiert, wobei ein Ton von n Schwingungen gehört wird.

Lagrange und Young erklärten die Differenztöne als eine Art von Schwebungen und faßten sie daher als subjektive Interferenzerscheinungen auf. Wenn diese Deutung richtig wäre, so stellten die Differenztöne einen absoluten Widerspruch gegen die Resonatorentheorie dar, denn dann hätten ja die betreffenden Töne keine objektive Existenz und könnten also auch nicht die im Ohr postulierten Resonatoren erregen. Und die Summationstöne machten der betreffenden Theorie noch größere Schwierigkeiten.

Dies entging Helmholtz nicht, und er versuchte daher nachzuweisen, daß die Kombinationstöne eine objektive Existenz hatten. Wenn nämlich irgendwo die Schwingungen der Luft oder eines anderen elastischen Körpers, der von beiden primären Tönen gleichzeitig in Bewegung gesetzt wird, so heftig werden, daß die Schwingungen nicht mehr als unendlich klein aufgefaßt werden können, so müssen nach Helmholtz solche Schwingungen der Luft entstehen, deren Tonhöhe den Kombinationstönen entspricht. Bei der näheren Entwicklung dieser Anschauung kommt Helmholtz zu dem Resultat, daß die Kombinationstöne wesentlich in den schallleitenden Teilen des Ohres entstehen. Namentlich sind es das Trommelfell und die Gehörknöchelchen, in denen die Schwingungen hinreichend kräftig zusammenwirken, um Kombinationstöne zu erzeugen; die diesen Tönen entsprechenden Schwingungen würden also in den betreffenden Teilen des Ohres wirklich objektiv bestehen, ohne im Luftraum objektiv vorzukommen. Bei dieser Auffassung wird eine unsymmetrische Elastizität des angesprochenen Körpers (des Trommelfells und des Hammer-Amboßgelenkes) vorausgesetzt.

Demgegenüber bemerkten andere Autoren, daß die Differenztöne auch bei sehr mäßigen Intensitäten der primären Töne, z. B. bei verklingenden Stimmgabeltönen, sehr deutlich auftreten.

Es wäre aber noch möglich, daß die subjektiven Kombinationstöne durch Vorgänge in der Membran des runden Fensters, bzw. in der Schnecke selber entstehen und dann entsprechende Resonatoren daselbst erregen (K. Schäfer). Betreffend die Intermittenztöne haben K. Schäfer und Abraham Beweise dafür geliefert, daß sie objektiven Ursprunges sind, denn sie werden durch Resonatoren verstärkt. Auch Zwaardemaker hat Beobachtungen mitgeteilt, welche für die objektive Existenz der letzterwähnten Töne sprechen.

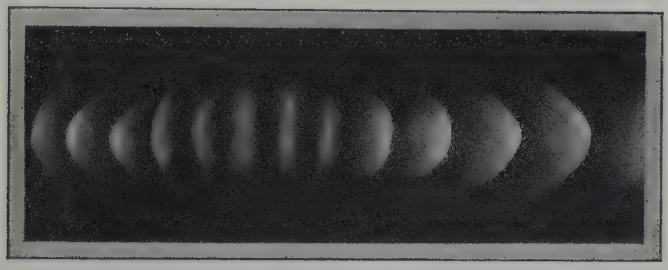
Die Schwierigkeit, welche die Deutung der Kombinationstöne darbietet und die hier nur ganz oberflächlich hat gestreift werden können, sowie die oben (II, S. 82) erwähnten sehr großen Differenzen der Reizschwelle bei Tönen verschiedener Höhe haben mehrere Autoren veranlaßt, die Resonatorenhypothese vollständig aufzugeben und ganz andere theoretische Anschauungen zu entwickeln. Es würde indes zu weit führen, sie in diesem Lehrbuche zu besprechen. Ich kann dies um so mehr unterlassen, als die Resonatorenhypothese zurzeit doch besser als ihre Konkurrenten die Eigentümlichkeiten der Tonempfindungen unter einem gemeinsamen, allgemeinen Gesichtspunkte zusammenzufassen vermag. Dadurch ist es natürlich nicht ausgeschlossen, daß sie unter Beibehaltung des Grundprinzips — Zerlegung des Klanges durch Resonatoren im inneren Ohr — in der einen oder anderen Hinsicht modifiziert oder erweitert werden muß, wie es Hermann und Wundt in verschiedener Weise durchgeführt haben.

Unter den anderen zur Erklärung der Gehörempfindungen entwickelten Anschauungen sei hier nur die von J. R. Ewald kurz erwähnt. Nach dieser soll ein Ton,

der das Ohr trifft, die ganze Membrana basilaris in Mitschwingungen versetzen, indem sie in eine Reihe quergestellter stehender Wellen zerlegt wird, deren Länge von der Höhe des einwirkenden Tones abhängig ist. Die tiefsten Töne erzeugen stehende Wellen, deren Knotenlinien den größten Abstand voneinander haben, je höher der Ton ist, um so kürzer wird die Entfernung der Knotenlinien; jedoch ist diese bei einer Länge der Membrana basilaris von 32 mm für den Ton mit 32000 Schwingungen nicht kleiner als etwa $^1/_{100}$ mm. Jeder Ton würde also ein besonderes Schallbild erzeugen, welches durch Vermittlung der Acusticusfasern im Gehirn die Empfindung des betreffenden Tones hervorruft.

Da sich die Schallbilder der verschiedenen Töne nicht nur durch die Abstände der Knotenlinien, sondern auch durch die Länge der einzelnen Wellenbäuche voneinander unterscheiden, und da die Nervenfasern nicht nur dort erregt würden, wo die Bäuche die maximalen Amplituden haben, sondern auch mit abnehmender Stärke zu beiden Seiten dieser Erregungsmaxima in der ganzen Ausdehnung des Bauches, so würden sich tiefe Töne aus breiten Erregungsstrecken, hohe dagegen aus kurzen zusammensetzen.

Die Klänge würden durch die Schallmembran zerlegt werden, indem jeder Teilton einen seiner Höhe und seiner Intensität entsprechenden Wellenzug erzeugt. Diese verschiedenen Wellenzüge könnten nebeneinander bestehen, und infolgedessen würde



Figur 63. Schallbild von a^{IV}, nach Ewald. Mikrophotographie, vergrößert.

die Membran gewissermaßen einen Universalresonator darstellen und müßte wie eine Reihe von Resonatoren den Klang in seine Teiltöne auflösen.

Die Tatsache, daß die subjektive Höhe eines Tones durch Steigerung von dessen objektiver Stärke abnimmt (bei 100 Schwingungen um etwa $^1/_8$ Ton), erklärt die betreffende Theorie unter Hinweis darauf, daß die stehenden Wellen etwas voneinander rücken, wenn der Ton verstärkt wird.

Bei den Geräuschen entständen keine stehenden Wellen; statt dessen wären es laufende Wellen, die diese Empfindung hervorrufen. Dasselbe gilt von allen aperiodischen Luftbewegungen, welche daher als Geräusch empfunden werden.

An künstlichen Modellen hat Ewald die dieser Theorie entsprechenden Schallbilder in der anschaulichsten Weise demonstriert. Besonders erwähnenswert sind die Versuche an einer außerordentlich dünnen Kautschukmembran von 0.55 mm Breite und 8.5 mm Länge, an welcher sich Töne im Umfange von sechs Oktaven beobachten ließen (vgl. Fig. 63).

Die Lücken in der Tonreihe (vgl. II, S. 163) erklärt Ewald unter Hinweis darauf, daß er öfters Membranen gefunden habe, die wegen kleiner Unregelmäßigkeiten in ihrem Bau auf gewisse Schwingungszahlen nicht ansprachen, während die nächst höheren und nächst tieferen Töne tadellose Wellenbilder lieferten.

An der Hand seiner Hypothese hat Ewald noch viele andere Erscheinungen der physiologischen Akustik erläutert; ich muß aber auf eine Wiedergabe seiner Erörterungen hier verzichten.

§ 4. Konsonanz und Dissonanz.

Die oben (II, S. 150) hervorgehobene Beziehung der ganzen Zahlen zu den musikalischen Konsonanzen, welche von jeher als ein wunderbares und bedeutsames Geheimnis erschien, ist durch Untersuchungen von Helmholtz dem Verständnis nahe gerückt worden.

Die Ausführungen in § 1, c haben gezeigt, daß unsere musikalischen Instrumente, welcher Art sie auch sind, nicht einfache Töne, sondern Klänge entsenden, in welchen nebst dem Grundton mehr oder weniger zahlreiche Obertöne von verschiedener Stärke enthalten sind.

In der folgenden Tabelle sind die relativen Schwingungszahlen der verschiedenen Töne der musikalischen Skala wie diejenigen der zugehörigen harmonischen Obertöne übersichtlich zusammengestellt. Die erste Zahlenreihe bezieht sich auf die ersten zehn Obertöne des tieferen Tones, die zweite auf die Obertöne des anderen gleichzeitig klingenden höheren Tones.

Intervall	Obertöne									
Grundton:	1	2	3	**4**	5	**6**	7	**8**	9	**10**
Oktave 1:2		**2**		**4**		**6**		**8**		**10**
Grundton:	2	4	**6**	8	10	**12**	14	16	**18**	20
Quinte 2:3	3		**6**		9	**12**	15		**18**	
Grundton:	3	6	9	**12**	15	18	21	**24**	27	30
Quarte 3:4	4		8	**12**	16		20	**24**	28	
Grundton:	4	8	12	16	**20**	24	28	32	36	**40**
große Terz 4:5	5	10	15		**20**	25	30	35		**40**
Grundton:	5	10	15	20	25	**30**	35	40	45	50
kleine Terz 5:6	6	12	18	24		**30**	36	42	48	
Grundton:	3	6	9	12	**15**	18	21	24	27	**30**
große Sexte 3:5	5		10		**15**	20		25		**30**
Grundton:	8	16	24	32	40	48	56	64	72	80
Sekunde 8:9	9	18	27	36	45	54	63		72	
Grundton:	8	16	24	32	40	48	56	64	72	80
Septime 8:15	15		30		45		60		75	90

Aus dieser Zusammenstellung ist ersichtlich, daß je reiner die Konsonanz zweier Töne ist, um so zahlreicher sind die Obertöne, welche miteinander zusammenfallen, und um so vollständiger werden in dem höheren Ton die Elemente des Grundtones wiederholt.

Die Oktave ist nichts anderes als eine Wiederholung des Grundtones; bei der Oktave kommt gar kein musikalisches Element hinzu, das nicht schon im Grundton vorhanden war.

Bei der Quinte sind die geraden Obertöne (2, 4 usw.) genau mit denen des Grundtones übereinstimmend; bei der Quarte nur der 3., 6. usw. Oberton. Die Obertöne der großen Terz, welche mit denjenigen des Grundtones übereinstimmen, sind der 4., 8., 12., während bei der großen Sexte der 3., 6. usw. Oberton mit entsprechenden Obertönen des Grundtones zusammenfallen.

Dagegen zeigt sich das Zusammenfallen zweier Obertöne bei der Sekunde und bei der Septime nur bei dem 8. Oberton.

Wenn zwei musikalische Klänge gleichzeitig tönen, so entstehen natürlich Schwebungen nicht allein zwischen den Grundtönen, sondern auch zwischen den Obertönen.

Und gleich wie die Schwebungen zweier benachbarter einfacher Töne unangenehm empfunden werden, so ist dies auch mit den Schwebungen zwischen den Obertönen der Fall, wenn sie genügend stark hervortreten. Nach Helmholtz stellen die Schwebungen zwischen den Obertönen die wesentliche Ursache der musikalischen Dissonanz dar.

Schon ein Blick auf die Tabelle über die Obertöne ergibt, daß die mehr konsonanten Intervalle weniger Gelegenheit zu Schwebungen geben müssen als die dissonanteren. Da aber die durch die Schwebungen bewirkten Störungen des Zusammenklanges von der absoluten Tonlage wesentlich abhängen, folgt, daß der Grad der Konsonanz verschiedener Intervalle bei verschiedener absoluter Tonhöhe etwas verschieden sein muß. So ist z. B. bei der großen Sexte und der großen Terz die Störung des Wohlklanges in tiefen Lagen schon sehr merklich, in hohen Lagen verschwindet sie, weil die Schwebungen durch ihre große Zahl verschwinden. Die kleine Terz und kleine Sexte sind in tiefen Lagen noch weniger anwendbar als die vorigen.

Tiefer auf die sich hieran schließenden Fragen einzugehen, bzw. andere Anschauungen vom Wesen der Konsonanz und Dissonanz zu besprechen, gehört nicht zu der Aufgabe dieses Lehrbuches.

Zweiter Abschnitt.

Physiologie der Stimme und der Sprache.

Die Physiologie der Stimme und der Sprache umfaßt ein so weites Gebiet, daß eine eingehende Darstellung derselben die für dieses Buch einzuhaltenden Grenzen weit überschreiten würde. Ich werde daher nur das Allerwichtigste hier zusammenstellen und bemerke ausdrücklich, daß diese Zusammenstellung nur als eine kurze orientierende Übersicht aufzufassen ist.

Der oberste Teil der Luftröhre, der Kehlkopf, ist in einer eigentümlichen Weise umgebildet, um zur Erzeugung der Stimme dienen zu können.

Die wichtigsten Teile des Kehlkopfes sind die Stimmbänder, deren Lage und Spannung durch die Tätigkeit der Kehlkopfmuskeln vielfach variiert werden können. Die Öffnung zwischen den Stimmbändern heißt die Stimmritze (Glottis).

Die Stimmbänder stellen elastische Zungen dar, welche in Schwingungen versetzt werden können, indem sie durch die aus den Lungen durch die Luftröhre strömende Luft angeblasen werden. Dabei werden die Höhe und auch die sonstige Beschaffenheit des von ihnen erzeugten Tones durch Variationen ihrer Spannung und ihres Schwingungsmodus verändert, welche ihrerseits von den Muskeln des Kehlkopfes hervorgerufen werden.

§ 1. Die Wirkungen der Kehlkopfmuskeln.

Da die wahren Stimmbänder einerseits an dem Winkel des Schildknorpels, andererseits an den Stimmfortsätzen der Gießbeckenknorpel befestigt sind, muß jede Muskeltätigkeit, welche auf die Lage und die Spannung der Stimmbänder einwirken soll, den Abstand zwischen dem Schildknorpel und den Gießbeckenknorpeln, sowie zwischen den letzteren gegenseitig in der einen oder anderen Weise verändern.

Die Gießbeckenknorpel sind aber am Ringknorpel befestigt, und jede Bewegung des letzteren ruft eine Lageveränderung bei den ersteren hervor; der Abstand zwischen dem Schildknorpel und den Gießbeckenknorpeln wird daher auch durch die Bewegungen des Ringknorpels beeinflußt.

Betreffend die Gelenke zwischen den verschiedenen Kehlkopfknorpeln sei nur bemerkt, daß die Artikulation der Gießbeckenknorpel gegen den Ringknorpel sehr zahlreiche Bewegungen gestattet, welche sich nur mit Zwang auf bestimmte Achsen zurückführen lassen und teilweise mit aller Entschiedenheit den Charakter von Rutschbewegungen tragen (G. H. Meyer).

Die Wirkungen der einzelnen Kehlkopfmuskeln lassen sich etwa in der folgenden Weise zusammenfassen.

Die Kontraktion des M. crico-thyreoideus steigert die Spannung der Stimmbänder, denn dieser Muskel dreht den Ringknorpel gegen den Schildknorpel um eine durch die Gelenke zwischen den kleinen (unteren) Schildknorpelhörnern und dem Ringknorpel gehende Achse. Hierbei führt die Platte des Ringknorpels nebst den damit verbundenen Gießbeckenknorpeln eine Bewegung nach unten und rückwärts aus, infolgedessen natürlich die Stimmbänder gespannt werden müssen. Durch Ligamente werden die Gießbeckenknorpel daran verhindert, nach vorn umzukippen.

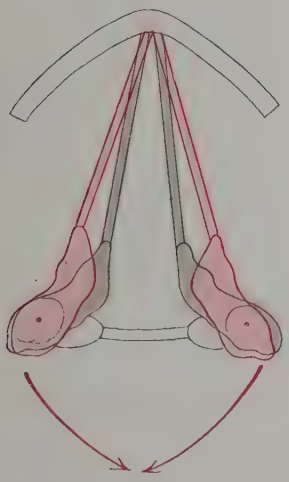
Früher stellte man sich allgemein vor, daß der betreffende Muskel den Schildknorpel gegen den vorderen Teil des Ringknorpels zöge, wodurch ja in bezug auf die Spannung der Stimmbänder dasselbe geleistet wird, als wenn der Ringknorpel gegen den Schildknorpel bewegt wird. Die hier dargestellte Auffassung stützt sich auf die Untersuchungen von Jelenffy, Hooper, Neuman u. a.

Die Stimmritze wird dadurch erweitert, daß die Proc. vocales der Gießbeckenknorpel voneinander entfernt werden. Dies geschieht hauptsächlich durch die Kontraktion des an dem Ringknorpel entspringenden und am Proc. muscularis des Gießbeckenknorpels befestigten M. crico-arythenoideus post., dessen Wirkung aus dem Schema (Fig. 64) ersichtlich ist. Durch seine nach rückwärts ziehende Komponente trägt dieser Muskel bei Anspannung der Stimmbänder dazu bei, den Gießbeckenknorpel gegen die Kräfte, welche streben, ihn nach vorne zu ziehen, in der richtigen Lage zu behalten (Neuman).

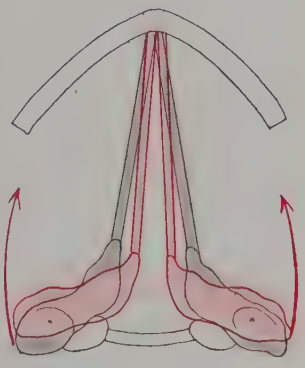
In seiner abduzierenden Wirkung wird der M. crico-arythenoideus von den nahezu von unten nach oben verlaufenden Fasern des M. crico-arythenoideus lat. unterstützt, welche den Gießbeckenknorpel längs der schief nach außen und unten gerichteten Gelenkfläche gleiten lassen (Rühlmann).

Der Hauptsache nach ist aber der M. crico-arythenoideus lat. ein Adduktor der Stimmbänder, wie aus dem Schema ersichtlich ist (Fig. 65). Dieselbe Wirkung hat auch der über diesem Muskel liegende M. thyreo-arythenoideus ext.

Zwischen diesen beiden Adduktoren findet sich indes folgender bemerkenswerter Unterschied, auf welchen G. M. Meyer die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Der M. crico-arythenoideus lat. zieht den Proc. muscularis des Gießbeckenknorpels hinab und hebt dadurch den Proc. vocalis höher, während der M. thyreo-arythenoideus ext. dagegen den Mittelpunkt seines Ansatzes am Gießbeckenknorpel und damit auch den Proc. vocalis nach unten zieht. Infolgedessen müssen die Stimmbänder namentlich in ihren hinteren Teilen bei geschlossener Stimmritze im ersten Falle höher, im zweiten Falle tiefer liegen als in ihrer Ruhelage; also steigt die Stimmritze im ersten Falle nach hinten aufwärts, im zweiten nach hinten abwärts. Dadurch wird wiederum die Gestalt des keilförmigen Hohlraumes zwischen den beiden Stimmbändern verschieden gebildet. Für die tiefere Stellung muß geringere Höhe und schroffere Konvergenz der Stimmbänder zu erkennen sein, für die höhere Stellung dagegen größere Höhe und allmählichere Konvergenz der Stimmbänder. Dadurch wird endlich eine Verschiedenheit in dem Charakter des Luftstromes während dessen Durchtritts durch die Stimmritze hervorgebracht.



Figur 64. Schematische Darstellung der Wirkung des M. crico-arythenoideus post., nach Testut. Die rote Farbe bezeichnet die Stellung der Stimmbänder und der Gießbeckenknorpel, wenn die betreffenden Muskeln tätig sind.



Figur 65. Schematische Darstellung der Wirkung des M. crico-arythenoideus lat., nach Testut. Die rote Farbe bezeichnet die Stellung der Stimmbänder und der Gießbeckenknorpel, wenn die betreffenden Muskeln tätig sind.

Sämtliche Adduktoren sowie der Abduktor, da ja auch sein Zug wesentlich nach unten gerichtet ist, drücken die Gießbeckenknorpel gegen den Ringknorpel.

Durch die erwähnten Muskeln wird der vor den Gießbeckenknorpeln liegende Teil der Glottis geschlossen. Der Abschluß des hinteren Teiles der Glottis wird nach G. H. Meyer dadurch zuwege gebracht, daß sich die ganzen vorderen Ränder der Gießbeckenknorpel bis zu ihrer Spitze aneinander legen. Der offene Raum zwischen den Gießbeckenknorpeln wird solcherart in ein vollständig in sich abgeschlossenes Divertikel ver-

wandelt, welches nur an seiner Basis eine offene Verbindung mit der Trachea hat. Durch die Tätigkeit des M. arythenoideus transv. wird der Erweiterung dieses Divertikels durch den Seitendruck der Luftmasse in der Trachea vorgebeugt. Das Sprengen des Verschlusses des Divertikels wird wiederum durch den Widerstand vermieden, welchen der M. thyreo-arythenoideus durch seine Kontraktion gewährt, und durch denjenigen Teil der Wirkung des M. arythenoideus transv., welcher die beiden Gießbeckenknorpel einander nähert. Außerdem teilt der letzterwähnte Muskel den Knorpeln eine rotierende Bewegung um eine senkrechte Achse mit, durch welche die Proc. vocales voneinander entfernt werden und die Stimmritze also geöffnet wird. Es stellt sich also zwischen dem M. thyreo-arythenoideus und dem M. arythenoideus transversus derselbe Antagonismus dar, welcher oben für die beiden MM. crico-arythenoidei erwähnt worden ist (G. H. Meyer).

Der von mehreren Autoren als dem M. thyreo-arythenoideus angehörig aufgefaßte M. vocalis oder thyreo-arythenoideus int., welcher das Stimmband fast vollständig ausfüllt und von dem Winkel des Schildknorpels ausgehend sich an dem Gießbeckenknorpel befestigt, ist in erster Linie ein Erschlaffer des Stimmbandes, indem er dessen beide Endpunkte einander nähert. Eine viel wichtigere Aufgabe dieses Muskels ist aber die, der ganzen Masse des Stimmbandes eine für die Ansprache günstige Stellung und Form sowie die nötige innere Spannung und Festigkeit zu verleihen (Grützner).

Mit Ausnahme des M. crico-thyreoideus, der von dem N. laryngeus sup. und dem aus aus dem Pharyngeus Vagi entspringenden N. laryngeus medius innerviert wird, erhalten die Muskeln des Kehlkopfes sämtlich ihre Nerven durch den N. recurrens.

§ 2. Die Stimmbildung.

Die Bildung eines Tones im Kehlkopf setzt voraus, daß die Stimmritze geschlossen ist und die Stimmbänder genügend gespannt sind. Wenn dann Luft unter einem zureichenden Druck aus den Lungen durch die Stimmritze herausgetrieben wird, werden die Stimmbänder in Schwingungen versetzt und dadurch der Luftstrom in entsprechenden Perioden unterbrochen, d. h. in eine Reihe einzelner Luftstöße zerlegt.

Der hierzu notwendige Druck beträgt nach J. Müllers Versuchen am ausgeschnittenen Kehlkopf bei tiefen Tönen (piano) etwa 13—26, bei hohen Tönen (fortissimo) etwa 80—135 mm Wasser. An Individuen, welche wegen irgendeiner Krankheit eine Trachealfistel trugen, haben Cagniard-Latour und Grützner mittels eines mit der Trachealkanüle verbundenen Manometers den in der Trachea bei der Tonbildung stattfindenden Druck bestimmt und dabei beträchtlich höhere Werte als die soeben mitgeteilten beobachtet,

nämlich bei einem Ton mittlerer Höhe und Stärke 140—240 mm Wasser und bei lautem Rufen bis auf 945 mm Wasser.

An lebenden Hunden haben Katzenstein und R. du Bois-Reymond die Stimmbänder unter verschiedenem Druck angeblasen und dabei die verschiedenen Nerven des Kehlkopfes gereizt. Ohne Nervenreizung gab der Kehlkopf, wenn er unter mäßigem Druck (200 mm Wasser) angeblasen wurde, nur ein Schwirren ohne Tonbildung. Bei einem etwas höheren Druck (300—400 mm Wasser) und Reizung der beiden Nn. recurrentes wurden tiefe Töne, die etwa wie ein gesungenes *a* (220 Schwingungen) klangen, erzeugt. Bei Druckerhöhung trat eine Steigerung des Tones oft um eine Quinte ein; auch bei stärkerer Reizung wurde der Ton in etwa demselben Umfange erhöht. Wurden die Recurrentes und die Laryngei sup. gleichzeitig gereizt, so stieg der Ton noch um eine Quarte. Endlich rief die alleinige Reizung der Laryngei sup. einen ganz hohen pfeifenden Ton hervor.

Die Kräfte, welche diesen Druck erzeugen, werden durch die Exspirationsmuskeln, also vor allem durch die Bauchmuskeln, geliefert. Es wird angegeben, daß gute Sänger nur die Thoraxexspiration wirken lassen.

Die Höhe eines durch Anblasen einer Zunge erzeugten Tones ist nicht allein von der Masse und Spannung der Zunge, sondern auch von der Stärke des Anblasens abhängig, und zwar nimmt die Tonhöhe, unter sonst gleichen Umständen, mit der Stärke des Anblasens zu. Daher gelingt es nur schwer, einen gesungenen Ton allmählich anschwellen zu lassen, ohne seine Höhe gleichzeitig zu verändern. Dies kann nur dadurch erzielt werden, daß wir die Wirkungen des veränderten Druckes durch entsprechende Variationen in der Spannung der Stimmbänder kompensieren.

Experimentelle Untersuchungen über diesen Gegenstand haben ergeben, daß keine Stimme auf die Dauer den Ton genau halten kann, sowie daß beim Nachsingen eines gleichzeitig klingenden Tones ein geübter Sänger in den mittleren Stimmlagen einen Fehler von durchschnittlich $\pm$ 0.36 (Hensen und Klünder) und bzw. $\pm$ 0.44 Proz. (Sokolowsky), beim Nachsingen eines verklungenen Tones einen von durchschnittlich $\pm$ 0.98 Proz. begeht. Beim Singen von Intervallen zu einem gleichzeitig klingenden Ton betrug der Fehler bei der kleinen Terz durchschnittlich 0.78 Proz., bei der großen Terz, der Quarte, der Sexte und der Oktave durchschnittlich 1.23 Proz. und bei der Quinte 3.28 Proz. (Sokolowsky).

Der im Kehlkopf erzeugte Ton wird durch das Ansatzrohr — Schlund, Mund, Nasenhöhlen und die Nebenhöhlen der letzteren — in bezug auf seine Klangfarbe, nicht aber hinsichtlich seiner Höhe modifiziert, und die Aufgabe des Gesangunterrichtes liegt — neben der Übung in regelrechtem Atemholen — wesentlich darin, diejenigen Stellungen dieser Höhlen einzuüben, bei welchen die Stimme am schönsten klingt.

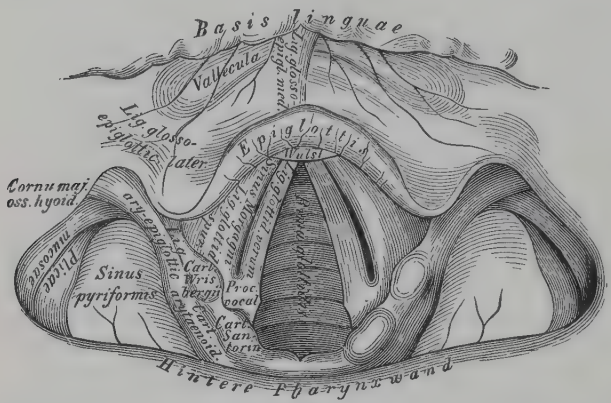
§ 3. Die Stimmregister.

Unsere Kenntnisse von dem Verhalten der Stimmbänder usw. bei der Tonbildung im Kehlkopf stützten sich wesentlich auf Beobachtungen an ausgeschnittenen Präparaten, bis die Erfindung des Kehlkopfspiegels durch Garcia (1855) der Physiologie und der Pathologie ein Mittel in die Hand gab, durch welches das Studium der Verrichtungen des Kehlkopfes in eine ganz neue Epoche eintrat.

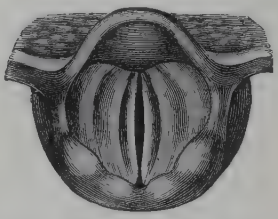
Der Kehlkopfspiegel (Laryngoskop) ist ein ganz einfaches Instrument. Ein vor das Auge des Beobachters gehaltener mit einem Loch versehener Hohlspiegel empfängt Licht von einer Lampe und reflektiert dieses Licht auf einen in den Schlund gehaltenen planen Spiegel. Dieser beleuchtet dann das Innere des Kehlkopfes, welches sich in diesem Spiegel abbildet und also von dem Beobachter wahrgenommen werden kann.

In Figur 66 ist das laryngoskopische Bild bei ruhiger Atmung, und in Figur 67 beim Stimmgeben dargestellt.

Als verschiedene Register der Stimme unterscheidet man vor allem die Bruststimme und die Fistel- oder Kopfstimme. Die erstere ist voller und klangreicher, d. h. reicher an tieferen Obertönen als die Fistelstimme; sie strengt auch weniger an, und der Ton kann ohne Atemholen länger ausgehalten werden. Die



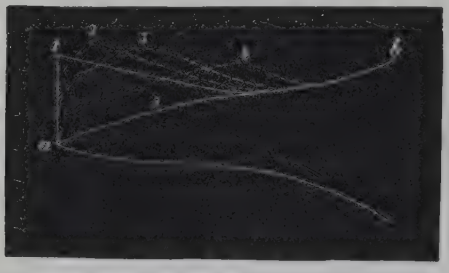
Figur 66. Das laryngoskopische Bild des menschlichen Kehlkopfes beim ruhigen Einatmen in doppelter Größe, nach Heitzmann.



Figur 67. Tönender Kehlkopf, Bruststimme, nach Mandl.

Tonlage der Bruststimme ist tiefer als die der Fistelstimme, in einem gewissen Bereich der Tonreihe können jedoch von einem und demselben Individuum die Töne sowohl mit der Brust- als mit der Fistelstimme angegeben werden.

Über die Ursache der verschiedenen Register hat uns der Kehlkopfspiegel folgende Aufschlüsse gegeben (Oertel, Koschlakoff, Réthi, Musehold).



Figur 68. Schematischer Durchschnitt des Stimmbandes bei der Fistelstimme, nach Réthi. *a*, freier Rand des Stimmbandes; *ab*, obere Fläche in der Ruhelage *5*; *1*, im Stadium der größten Exkursion; *2—4*, der freie Rand bewegt sich nach abwärts; die nach außen ablaufende Kante wird immer flacher.

Bei der Bruststimme beobachtet man ausgiebige Exkursionen der Stimmbänder, die sich sichtbar bis auf die äußeren Partien derselben hinaus erstrecken. Die Glottis bildet einen langelliptischen und haarfeinen Spalt, und sämtliche Schließer und Spanner der Stimmritze kontrahieren sich. Durch die MM. crico-arythenoideus lat., thyreo-arythenoideus ext. und int. werden die gesamten Massen der Stimmbänder nach der Mitte hineingedrängt, und es entstehen relativ dicke und breite Stimmlappen. Wegen der starken Verengerung der Stimmritze kann die Luft aus der Trachea nur langsam hinausströmen, und infolgedessen ist es möglich, den Ton lange auszuhalten.

Bei der Fistelstimme ist die Bewegungsform eine wesentlich andere: nur schmale Streifen, welche der Stimmritze anliegen und von den peripheren Teilen getrennt sind, führen hier deutliche Schwingungen aus. Nach Réthi schwingt der freie Rand des Stimmbandes erst nach aufwärts, dann rückt die Schärfe dieses Randes nach außen, während der freie Rand wieder abwärts geht, und die Kante läuft, indem sie allmählich verstreicht, eine kurze Strecke weit lateralwärts ab.

Figur 67 zeigt schematisch das Fortschreiten der Kante vom freien Rand *a* nach außen *b* in den aufeinander folgenden Momenten *1—5*.

Diese wellenförmige Bewegung endet nach außen etwa über der äußeren Partie des M. vocalis. Diese Wellen waren nie beim Brustton zu sehen.

Bei der Fistelstimme wird der Kehlkopf ziemlich nahe dem Zungenbein fixiert, zugleich nach hinten gezogen und an der Wirbelsäule festgehalten. Er ist von vorn nach hinten verlängert, die Gebilde sind gedehnt, die Glottis erscheint hinten fest geschlossen, vorn dagegen ziemlich weit. (Bei den hohen Tönen der Fistelstimme soll indes die Glottis, nach Réthi, enger als bei der Bruststimme sein.) Der Luftverbrauch ist daher bei der Fistelstimme im allgemeinen ziemlich groß, und der Ton kann nicht so lange als bei der Bruststimme ausgehalten werden.

Die eigentümliche Schwingungsform der Stimmbänder bei der Fistelstimme ist nach Réthi durch eine gesteigerte Resistenz des Stimmbandes in der Gegend des M. thyreo-arythenoideus int. bei bedeutender Dehnung der elastischen Gebilde seiner Umgebung bedingt. Bisweilen wird vielleicht schon die bedeutende, durch den M. crico-thyreoideus bewirkte Dehnung der Stimmbänder ausreichen, um sie durch Spannung hinlänglich resistent zu machen, in der Regel wird aber diese Resistenz von dem M. thyreo-arythenoideus int. bedingt sein. Dabei dürfte der M. thyreo-arythenoideus ext. erschlafft sein, so daß der schwache, ohnehin schon gedehnte M. thyreo-arythenoideus int. bei seiner Tätigkeit seine Insertionsstellen nicht nähern kann, sondern sich nur spannt und somit die Schwingungen erschwert.

Bei der Bruststimme ist der M. crico-thyreoideus nicht so stark kontrahiert und gestattet eine wirkliche Kontraktion des M. vocalis, daher auch die Verdickung der Stimmbänder.

Von vielen Autoren wird ein zwischen der Brust- und Fistelstimme liegendes Mittelregister angenommen, was von anderen aber verneint wird, indem sie das Mittelregister zu der Fistelstimme hinführen. Nach den Ermittlungen von Réthi vibriert dabei allerdings eine breitere Zone des Stimmbandes als bei der Fistelstimme, das Stimmband ist aber dünn und flach, und an ihm laufen Wellen, parallel dem freien Rande oder schief zu demselben gestellt, ganz wie bei der Fistelstimme ab. Das Mittelregister unterscheidet sich also von der Fistelstimme nur dadurch, daß ein etwas breiterer Anteil des Stimmbandes schwingt, und muß daher zu dem Fistelregister hinzugerechnet werden.

Zur Veränderung in der Höhe unserer Stimme stehen uns folgende Mittel im Kehlkopf selbst zu Gebote (Grützner): 1. Die veränderte Längsspannung der Stimmbänder. 2. Die Verkürzung der schwingenden Teile der Stimmbänder, welche dadurch erzeugt wird, daß sich von hinten her die Gießbeckenknorpel mit ihren inneren Flächen immer mehr und mehr aneinander legen und die schwingungsfähigen Partien der Stimmbänder verkleinern. Auch je nachdem die Stimmritze tiefer oder höher gestellt ist (vgl. II, S. 175), wird sie kürzer oder länger. Bei der tieferen Stellung knicken sich nämlich die Stimmbänder gegen den vorderen Rand des Gießbeckenknorpels ab und werden dadurch um den vor dem Proc. vocalis liegenden Knickungswulst kürzer, während sich die Stimmbänder bei der höheren Stellung mehr an dem gehobenen vorderen Rand des Gießbeckenknorpels entfalten (G. H. Meyer). 3. Die Veränderung der Gestalt, erzeugt durch die verschiedene Tätigkeit gewisser Muskelteile des M. vocalis und die davon abhängige Verschmälerung oder Verbreiterung der schwingenden Ränder (vgl. oben). Hierzu kommt noch der verschiedene Luftdruck, unter dem die Luft in der Trachea steht.

Die höheren Töne in einem und demselben Register können daher in zweierlei Weise angegeben werden, nämlich a) durch gesteigerte Spannung und Verlängerung der Stimmbänder, b) durch allmählich stattfindende Verkürzung der Stimmbänder.

Bei verschiedenen Individuen wird mehr oder weniger ausschließlich der eine oder andere Mechanismus verwendet.

§ 4. Der Umfang und die Lage der Stimme.

Als Umfang der Stimme bezeichnen wir den Abstand zwischen dem tiefsten und dem höchsten Ton, der vom betreffenden Individuum erzeugt werden kann, und als Lage der Stimme denjenigen Teil der Tonreihe, in welchem sich der Umfang der Stimme befindet.

Bei gewöhnlichen Singstimmen beträgt der Umfang der Stimme etwa zwei Oktaven.

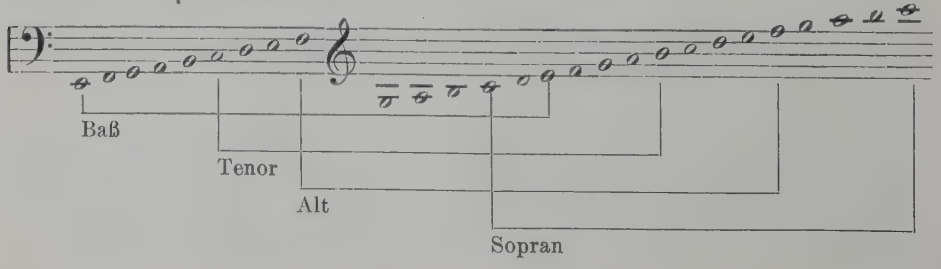
Die Lage der Stimme ist hauptsächlich von den Dimensionen des Kehlkopfes abhängig und ist eine um so tiefere, je länger der Kehlkopf und damit auch die Stimmbänder in sagittaler Richtung sind.

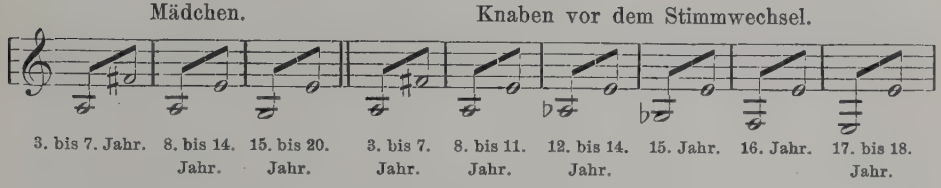
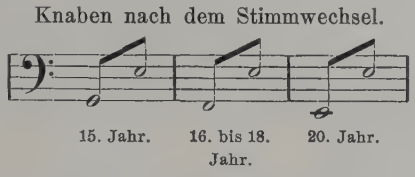
Im Kindesalter kommt in bezug auf die Stimmlage bei den beiden Geschlechtern kein Unterschied vor. Etwa um das 14. Lebensjahr tritt aber eine Veränderung der Kinderstimme ein (Stimmwechsel, Mutation), nach welcher bei den beiden Geschlechtern eine deutliche Verschiedenheit der Stimmlage erscheint. Die männliche Stimme liegt nun etwa eine Oktave tiefer als die weibliche, was davon bedingt ist, daß zur Zeit der Mutation der Kehlkopf beim Manne plötzlich an Größe zugenommen hat. Bei der Frau ruft die Mutation allerdings keine Veränderung der Stimmlage hervor, die Stimme wird aber voller und weniger zart als die Mädchenstimme.

Die Männerstimme unterscheidet sich von der Frauenstimme ferner dadurch, daß sie zum größten Teil ihres Umfanges aus Brusttönen besteht, während bei der Frauenstimme nur die tiefsten Töne dem Brustregister angehören.

Übrigens findet man bei den beiden Geschlechtern Individuen mit hoher und tiefer Stimmlage (Sopran und Alt bei Frauen, Tenor und Baß bei Männern).

Das folgende Schema stellt nach J. Müller den Umfang und die Lage der verschiedenen Stimmlagen übersichtlich dar.



Über die Tonhöhe und den Tonumfang beim gewöhnlichen Sprechen hat PAULSEN an zahlreichen Individuen im Alter zwischen 3 und 20 Jahren Beobachtungen mitgeteilt. Nach diesen liegt der Tonumfang mit wenigen Ausnahmen innerhalb folgender Grenzen.



Betreffend den Tonumfang des einzelnen Individuums im gewöhnlichen Gespräch hebt PAULSEN hervor, daß derselbe im allgemeinen ein sehr mäßiger ist. Die Hälfte aller untersuchten Individuen bewegte sich in großen und kleinen Terzen, ein erheblicher Prozentsatz begnügte sich sogar mit einem noch geringeren Umfange. Quarten und mehr fanden sich in größerer Anzahl nur in den älteren Jahresklassen.

In Versuchem von EGGERT bewegte sich die Tonhöhe bei lautem Lesen meistens zwischen 120 und 240 bzw. zwischen 100 und 200 Schwingungen.

§ 5. Die Sprachlaute.

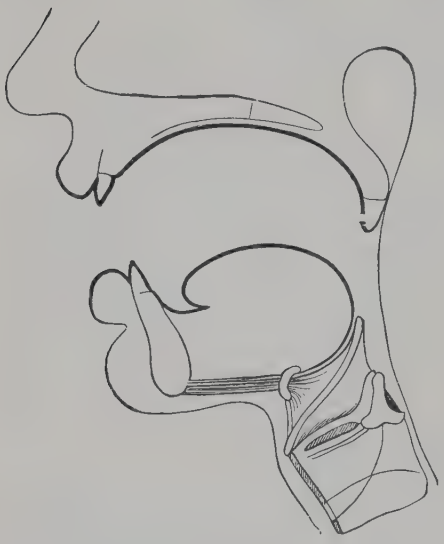
Die Eigentümlichkeiten, durch welche die Wörter und ihre elementaren Bestandteile, die einfachen Sprachlaute, Vokale und Konsonanten, charakterisiert sind, sind dadurch verursacht, daß der durch die Schwingungen der Stimmbänder im Larynx erzeugte Schall bei seiner Fortpflanzung durch den Schlund, die Mund- und Nasenhöhlen in der einen oder anderen Weise durch Veränderungen der Form und des Verschlusses dieser Höhlen verändert wird. Die betreffenden Veränderungen kommen durch Lageveränderungen der hier befindlichen beweglichen Teile, des Kehlkopfs, des Gaumensegels, der Zunge und der Lippen zustande.

Da nun jede Höhle ihren eigenen Ton hat, den sie aussendet, wenn die darin eingeschlossene Luft in Schwingungen versetzt wird, und da ferner ein Schall auch dann entsteht, wenn z. B. der Verschluß der Lippen durch einen Luftstrom plötzlich gesprengt wird, so ist es deutlich, daß die Sprachlaute, auch ohne daß die Stimmbänder in regelmäßige Schwingungen versetzt werden, hervorgebracht werden können. Dies ist beim Flüstern der Fall: hier ist die Stimmritze zum Teil offen, und die Luft kann durch den Kehlkopf strömen, ohne die Stimmbänder in Schwingung zu versetzen,

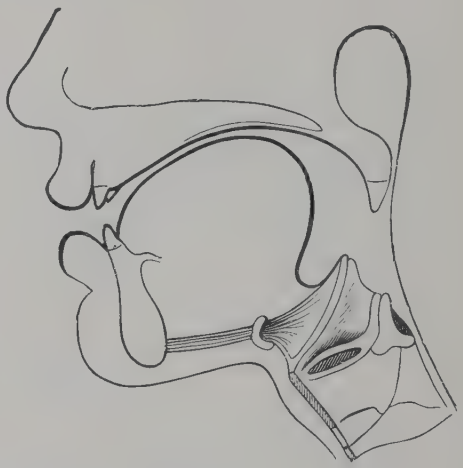
und ruft bei ihrem Gang durch die Stimmritze statt dessen nur ein stärkeres oder schwächeres Reibungsgeräusch hervor. Wenn wir, wie bisher, mit Stimme nur den durch die Schwingungen der Stimmbänder erzeugten Schall bezeichnen, so können wir also sagen, daß wir sowohl mit als ohne Stimme sprechen können.

a. Die Vokale.

Die bei der Bildung der Vokale stattfindenden Veränderungen der Mundhöhle usw. können hier nicht eingehend besprochen werden. Grützner hat die wichtigsten dieser Veränderungen in folgender Weise kurz zusammengefaßt. Läßt man die Stimme ertönen, indem man bei tiefer Lage der abgeplatteten Zunge die Lippen erst wenig, dann immer mehr öffnet, so geht der zuerst gebildete Vokal *U* durch *O* in *A* über; das umgekehrte geschieht, wenn man bei geöffnetem Kiefer die zuerst weit voneinander abstehenden Lippen allmählich nähert, ohne die Stellung der Zunge, des Kiefers oder des Kehlkopfes irgendwie zu verändern. Die Vokale *U-O-A* können also lediglich durch Veränderung der Lippenstellung oder der Mundöffnung ausgesprochen werden; bei dem gewöhnlichen Sprechen führen indes auch die Zunge und das Gaumensegel hierbei Lageveränderungen aus. — Bringen wir jetzt wiederum *A* bei mäßig weitem Munde hervor und lassen die Mundöffnung, so wie sie ist, bestehen, heben aber allmählich die Zunge von hinten her höher an den harten Gaumen heran, so gelangen wir zu der Vokalreihe *A*, *Ä*, *E*, *I*. Bei dieser Reihe entsteht zwischen Kehlkopf, hinterer Rachenwand, Gaumensegel und Zungenwurzel ein größerer Hohlraum (Kehl-



Figur 69. Die Bildung des A, nach Grützner.



Figur 70. Die Bildung des I, nach Grützner.

raum, Purkinje). — Nun können diese beiden Veränderungen kombiniert werden, d. h. wir können zugleich die Lippen für ein *U* (oder einen Laut der *A-O-U*-Reihe) und die Zunge für ein *I* (oder einen Laut der *Ä-E-I*-Reihe) einstellen und erhalten unser *Ü*, *Ö* oder einen ähnlichen Zwischenlaut. Übrigens nehmen auch das Gaumensegel und der Kehlkopf bei den verschiedenen Vokalen eine verschiedene Lage ein. Die Figuren 69 und 70 stellen typische Beispiele von der Stellung der Mundhöhle bei Vertretern der beiden Hauptreihen (*A* und *I*) dar.

Was die physikalische Natur der Vokale betrifft, so ist zu bemerken, daß die Mundhöhle, wie Donders zuerst nachwies, bei verschiedenen Vokalen auf verschiedene Tonhöhen abgestimmt ist. Wenn die Mundhöhle angeblasen wird, so werden die entsprechenden Töne hervorgebracht; sind diese Töne als Obertöne in dem von den Stimmbändern erzeugten Klang enthalten, so werden durch die Resonanz der Mundhöhle gerade diese Töne verstärkt.

Diese von der verschiedenen Form der Mundhöhle abhängigen Töne bilden nach Helmholtz (1863) das Charakteristische für die verschiedenen Vokale. Jedem Vokal entsprechen ein oder zwei Töne, deren absolute Höhe konstant ist und welche sich bei den gesungenen oder mit Stimme ausgesprochenen Vokalen mit dem Stimmklange verbinden. Diejenigen Vokale, bei welchen der Raum zwischen Kehlkopf und Mundöffnung durch die Stellung der Zunge in zwei Abteilungen getrennt ist (*Ä*, *E*, *I* usw.), haben, den beiden Abteilungen des Ansatzrohres entsprechend, zwei Töne, die der *U-O-A*-Reihe nur einen Ton. Diese für die Vokale charakteristischen Töne sind nach Helmholtz

für U	f	E	f^{I},	b^{III}
O	b^{I}	I	f,	d^{IV}
A	b^{II}	Ö	f^{I},	cis^{III}
Ä	d^{II}, g^{III}	Ü	f,	g^{III}

Eine vielfach verfochtene Ansicht, nach welcher das Wesentliche der Vokale in dem relativen Verhältnis und nicht in der absoluten Höhe gewisser Obertöne liege, wird, wie es scheint, durch die Versuche mit dem Edisonschen Phonographen endgültig widerlegt (Hermann). Wenn bei der Reproduktion die Rotationsgeschwindigkeit des Phonographenzylinders derjenigen beim Ansingen gegenüber verändert wird, wird dadurch weder die relative Intensität noch die relative Schwingungszahl der verschiedenen Obertöne beeinflußt; die absolute Tonhöhe verändert sich aber in derselben Richtung wie die Rotationsgeschwindigkeit.

Wie leicht ersichtlich, fordert die Hypothese von Helmholtz, daß die Vokale bei Reproduktion mit veränderter Rotationsgeschwindigkeit ihren Charakter ganz einbüßen sollen. Dies ist nun in der Tat der Fall. Bei mäßiger Beschleunigung ($^4/_3$) sind die Vokale zwar etwas verändert, werden aber größtenteils richtig erkannt; statt *U* wird indessen sehr oft *O*, statt *E* oft *Ä*, statt *Ö* meist *Ä* oder *E*, statt *Ü* stets *I* oder *E* verstanden. Bei stärkerer Beschleunigung ($^3/_2$) werden immer noch *A* und *O* sowie, in der Mehrzahl der Fälle, *I*, *U* und *Ä* richtig erkannt. Statt *E* und *Ö* wird fast durchgängig *Ä*, statt *U* oft *O*, statt *Ü* *I* oder *E* verstanden. Bei stärkerer Beschleunigung

($^2/_1$) ist nur selten ein sicher erfaßbarer Eindruck und der richtige nur in einer verschwindend kleinen Anzahl Fälle vorhanden. Auffallend häufig wird der Vokal, welcher auch der wirkliche sei, für *A* gehalten. Nur *E* und *Ü* erscheinen oft als *O*, und *I* häufig als *U*. — Eine mäßige Verlangsamung ($^3/_4$) läßt die Vokale vielfach einen blökenden Charakter annehmen, und außerdem werden die meisten Vokale falsch verstanden; die wenigsten Fehler weisen *A*, *E*, *O*, *I* auf. Bei allen besteht die Neigung, in *Ö* oder *Ü* überzugehen. *A* erscheint meist als *Ao* oder *O*; *E* und *I* oft als *Ö* oder *Ü*; *O* als *Ö*; *U* ist vollkommen unverständlich, *Ä* erscheint stets als *Ö*; *Ü* zuweilen als *A*. Bei stärkerer Verlangsamung ($^2/_3$) ist das richtige Verstehen eine höchst seltene Ausnahme; am häufigsten hört man bei allen Vokalen ein *Ö*, nur *A* erscheint immer als *O*; *E* oft als *Ü*; *Ä* durchweg als *Ö*; *O* als *E* oder *Ö*. Bei starker Verlangsamung ($^1/_2$) erscheinen, neben überwiegender gänzlicher Unverständlichkeit, *E* und *I*, demnächst *Ä*, *Ö* und *Ü* sehr häufig als *A*, seltener als *Ao*.

Die für die verschiedenen Vokale charakteristischen Obertöne sind nach verschiedenen Autoren ziemlich verschieden, was zum Teil wenigstens durch die mehr oder weniger verschiedene Aussprache eines und desselben Vokals in verschiedenen Gegenden bedingt ist. Die folgende Tabelle enthält für die langen Vokale einige Angaben von Hermann, Pipping und Samojloff.

Vokal	Hermann	Pipping[1])	Samojloff
U	c^{I}—f^{I}, d^{II}—e^{II}	d^{I}—f^{I}, d^{III}	c^{I}—g^{I}, c^{II}—e^{II}
O	c^{II}—dis^{II}	g^{I}	h^{I}—des^{II}
A	e^{II}—gis^{II}	gis^{II}, cis^{III}	g^{II}—a^{II}
Ä	c^{II}—e^{II}, fis^{III}—ais^{III}	g^{II}, fis^{III}	—
E	d^{II}—e^{II}, ais^{III}—h^{III}	f^{I}, fis^{III}, cis^{IV}	(h^{I}—des^{II})? h^{III}—des^{IV}
Ö	f^{III}—g^{III}	f^{I}, g^{III}	—
Ü	a^{III}—h^{III}	d^{I}, c^{IV}	—
I	e^{IV}—f^{IV}	d^{I}, cis^{IV}, fis^{IV}	(c^{I}—g^{I}, c^{II}—e^{II})?, d^{IV}—e^{IV}

Helmholtz stellte sich vor, daß diese Töne dadurch entstehen, daß die Resonanz der Mundhöhle usw. einen vorhandenen Oberton des im Larynx gebildeten Schalles verstärke — wobei, angesichts der aller Wahrscheinlichkeit nach sehr großen Dämpfung der Mundhöhle usw., der Bereich des Verstärkungsgebietes ziemlich groß sein dürfte.

Demgegenüber ist Hermann aufgetreten; nach ihm wird bei den lauten Vokalen der Mundraum durch den aus der Stimmritze kommenden Luftstrom intermittent angeblasen; die hierdurch entstehenden, zum Grundton in der Regel unharmonischen Töne („Formanten") erklingen daher stets nur intermittierend und setzen fast immer in jeder Periode unabhängig ein. Nach Hermann liegt also die wahre Charakteristik des Vokals in der anaperiodischen Erneuerung einer Formantschwingung.

Aus den oben mitgeteilten Resultaten betreffend die Reproduktion der Vokale bei verschiedener Geschwindigkeit des Phonographen folgt noch, daß für jeden Vokal der Formant innerhalb eines gewissen Bereiches variieren kann, ohne daß der Vokalklang wesentlich leidet, sowie daß er bei der gewöhnlichen Produktionsart sich in der Nähe seiner unteren zulässigen Grenze hält, so daß er bei Verlangsamung weit leichter aus dem Bereich herausfällt, in welchem der Vokal noch richtig erscheint, als bei gleich großer Beschleunigung.

Auf eine nähere Erörterung der sich hieran knüpfenden Fragen müssen wir verzichten.

---

[1]) Mittellage.

Man hat vielfach Versuche gemacht, Vokale künstlich darzustellen. Am einfachsten gelingt dies, wenn man gegen ein geöffnetes Klavier, dessen Dämpfer gehoben sind, auf irgendeine der Noten des Klaviers deutlich und kräftig Vokale singt oder spricht. Nach dem Aufhören der Stimme tönt aus dem Klavier der betreffende Klang heraus; bei *A*, *O* und *E* fällt der Versuch besonders gut aus (Helmholtz). — Durch eine Reihe von Stimmgabeln stellte Helmholtz die Vokale *U*, *O*, *A*, *Ä* mit gutem Erfolg synthetisch dar; die übrigen Vokale ließen sich mit seinem Apparat wegen Mangels an genügend hoch gestimmten Gabeln nur unvollständig abbilden.

b. Die Konsonanten.

Die Konsonanten sind hinsichtlich der Art und Weise, in welcher sie gebildet werden, viel komplizierter als die Vokale.

Beim Zustandekommen der Konsonanten spielen die Formveränderungen des Mund-Rachenraumes und die dadurch bedingten Veränderungen des Eigentones desselben eine wesentliche Rolle. Bei den meisten Konsonanten sind die Mund- und Nasenhöhlen durch das Gaumensegel voneinander getrennt, bei einigen hängen sie dagegen zusammen. Eine große Bedeutung hat auch der bei verschiedenen Konsonanten an verschiedenen Stellen der Mundhöhle (an den Lippen, an der Zungenspitze oder Zungenbasis) angebrachte, mehr oder weniger vollständige Verschluß, denn wenn die Luft durch diesen strömt, erzeugt sie ein Geräusch, welches je nach dem Ort und der Art des Verschlusses einen verschiedenen Charakter hat. Einige Konsonanten werden mit, andere ohne Stimme ausgesprochen.

Nach der Art ihres Entstehens werden die Konsonanten in verschiedene Gruppen geteilt.

1. Die Halbvokale, Liquidae, *M*, *N*, *Ng* und *L*. Diese Laute stehen insofern den Vokalen nahe, als sie geräuschlose Klänge mit einem oder mehreren festliegenden Formanten darstellen (Hermann). Sie unterscheiden sich von den übrigen Konsonanten dadurch, daß sie immer mit Stimme ausgesprochen werden und daß das Gaumensegel dabei herabhängt, infolgedessen die Nasenhöhlen mit der Mundhöhle in offener Verbindung stehen. Letztere ist nach vorne durch die Zunge oder Lippen geschlossen. In den miteinander zusammenhängenden Mund- und Nasenhöhlen entsteht eine Resonanz, welche den Konsonanten den nasalen Charakter gibt. Der Verschluß der Mundhöhle findet sich bei *M* an den Lippen, bei *N* zwischen der Zungenspitze und dem harten Gaumen, bei *Ng* zwischen der Zungenwurzel und dem harten Gaumen.

Auch die französischen Nasallaute (wie in *un* oder *dans*) werden bei herabhängendem Gaumensegel gebildet, der Weg durch die Mundhöhle ist aber nicht abgesperrt.

L ist ein tönender Konsonant, bei welchem sich die Zunge mit ihrem Rande dicht oberhalb der Vorder- und Backenzähne an den Alveolarfortsatz des Oberkiefers anlegt, dabei aber zwei seitliche Lücken in der Gegend der ersten Backenzähne übrig läßt. Durch diese Lücken entweicht der tönende Luftstrom und geht zwischen der inneren Seite der Wangenschleimhaut und der äußeren der seitlichen Zähne nach außen.

2. Die Zitterlaute, *R*, werden in der Weise gebildet, daß die Zungenspitze oder das Zäpfchen oder die Lippen im Wege des Luftstromes zittern und diesen also periodisch verengen. Je nachdem dieses Zittern an verschiedenen Orten stattfindet, hat das *R* einen verschiedenen Charakter. Das gewöhnliche *R* entsteht durch den Anschlag der Zungenspitze gegen den harten Gaumen; das schnarrende durch den Anschlag des nach vorn gerichteten Zäpfchens gegen den hinteren Teil der Zunge.

3. Die Reibungslaute, *F*, *W*, *S*, *Sch*, *J*, *Ch*, *H* bestehen aus kontinuierlichen Geräuschen, in welchen gewisse charakteristische Formanten enthalten sind (Hermann). Sie werden durch Verengerung des Weges durch die Mundhöhle bei gehobenem Gaumensegel gebildet und mit oder ohne Stimme ausgesprochen.

Wenn der Verschluß zwischen der Unterlippe und den Vorderzähnen des Oberkiefers stattfindet, entsteht *F(V)* oder *W*, je nachdem der Konsonant ohne oder mit Stimme ausgesprochen wird.

S erscheint, wenn der Verschluß zwischen der Zungenspitze und dem Alveolarfortsatz des Oberkiefers stattfindet; hierbei findet sich vorn in der Mitte eine enge, durch Aushöhlung der Zungenspitze gebildete Öffnung. Ohne Stimme ist das *S* scharf, mit Stimme weich.

Unter ähnlichen Umständen tritt ohne Stimme *Sch* und mit Stimme das französische *J* auf, wenn die Zungenspitze etwas weiter nach hinten gegen den harten Gaumen angelegt wird; dabei ist die Öffnung in der Mitte etwas größer als bei *S*.

Wenn der Verschluß zwischen dem Zungenrücken und dem harten Gaumen stattfindet, entsteht ohne Stimme das deutsche *Ch* (wie in *ich*), mit Stimme das deutsche *J*.

Das *H* ist ein in der Stimmritze selbst erzeugtes Reibungsgeräusch.

4. Die Explosivlaute *P*, *B*, *T*, *D*, *K*, *G*. Diese stellen explosive Geräusche dar, welche dadurch entstehen, daß ein im Wege des Luftstromes befindlicher Verschluß plötzlich gesprengt wird.

Unter diesen werden *P*, *T*, *K* ohne Stimme, *B*, *D*, *G* mit Stimme ausgesprochen. Wenn der Verschluß an den Lippen stattfindet, entstehen *P* oder *B*; beim Verschluß zwischen der Zungenspitze und dem harten Gaumen *T* oder *D*; beim Verschluß zwischen der Zungenwurzel und dem Gaumensegel *K* oder *G*.

EINUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Die Gesichtsempfindungen.

Wenn wir mit dem Tastsinn irgendein Objekt untersuchen wollen, müssen wir die verschiedenen Punkte desselben unterscheiden können. Hierbei werden verschiedene Nervenfasern erregt; jeder ruft eine besondere Empfindung hervor, welche sich, dank den Lokalzeichen, von derjenigen durch die anderen Nervenfasern vermittelten unterscheidet. Die Gesamtheit aller dieser verschiedenen Empfindungen gibt die Vorstellung von dem untersuchten Objekt ab.

In ähnlicher Weise verhält sich das Auge. Die für das Licht empfindliche Netzhaut stellt eine Mosaik von Nervenendigungen dar, welche jede für sich eine mit ihrem besonderen Lokalzeichen ausgerüstete Empfindung hervorruft. Und ganz wie bei der Haut resultiert hier aus der Gesamtheit aller dieser Empfindungen die Vorstellung des mit dem Auge untersuchten Objektes.

Nach diesem ist es klar, daß wir eine deutliche Vorstellung eines mit dem Auge wahrgenommenen Objektes nur in dem Falle erhalten können, wenn jeder einzelne Punkt des Objektes auf seinen bestimmten Punkt der Netzhaut einwirkt.

Da nun aber in der Natur das von einem Objekt entsandte oder reflektierte Licht immer divergierend nach allen Richtungen ausgeht, so muß im Auge das Licht so gebrochen werden, daß auf der Netzhaut ein scharfes Bild des betreffenden Objektes entworfen wird. Dies geschieht durch die lichtbrechenden Medien des Auges.

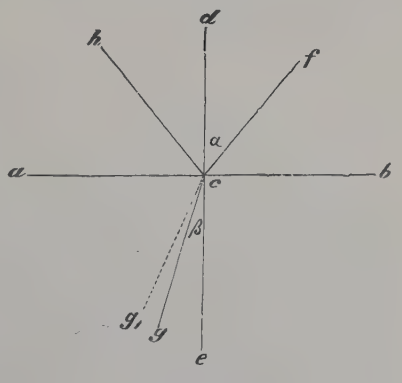
Die Physiologie des Sehorgans muß daher in erster Linie die Lichtbrechung im Auge berücksichtigen. Danach werden wir die Gesichtsempfindungen und die Bewegungen des Auges sowie dessen Schutzvorrichtungen studieren.

Erster Abschnitt.

Die Lichtbrechung im Auge.

§ 1. Die Lichtbrechung in einem zentrierten optischen System.[1])

Als zentriertes optisches System bezeichnet man ein solches, welches eine Reihe von brechenden Kugelflächen enthält, deren Mittelpunkte alle in einer geraden Linie, der optischen Achse des Systems, liegen. Da das Auge aus mehreren brechenden Kugelflächen besteht, deren Mittelpunkte annähernd in einer geraden Linie liegen, stellt es also ein zentriertes System dar, und wir haben daher, um die Lichtbrechung im Auge untersuchen zu können, von den Gesetzen der Brechung in einem solchen System auszugehen.



Figur 71.

An einer einzelnen brechenden Fläche ist die Lage des zurückgeworfenen und gebrochenen Strahles in folgender Weise bestimmt. In Figur 71 sei *ab* die Grenzfläche beider Medien, welche man die brechende Fläche nennt; *fc* sei einer der darauf fallenden Lichtstrahlen, *de* die im Punkte *c* auf *ab* senkrecht stehende Linie, die Normale, *ch* der zurückgeworfene und *cg* der gebrochene Strahl. Der einfallende, der zurückgeworfene und der gebrochene Strahl wie die Normale liegen alle in derselben Ebene.

---

[1]) Nach Helmholtz, Handbuch der physiologischen Optik. 2. Auflage. Hamburg und Leipzig 1886 folg.

Als Einfallswinkel (α) bezeichnet man den Winkel zwischen dem einfallenden Strahl und der Normale, als Reflexionswinkel bzw. Brechungswinkel (β) den Winkel zwischen der Normale und dem zurückgeworfenen, bzw. gebrochenen Strahl.

Bei einfach brechenden Medien ist der Reflexionswinkel gleich dem Einfallswinkel. Zwischen letzterem und dem Brechungswinkel findet das Verhältnis statt, daß ihre Sinus sich wie die Fortpflanzungsgeschwindigkeiten des Lichtes in den betreffenden Medien verhalten, d. h. wenn c_1 die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im ersten Medium und c_2 diejenige in dem zweiten bezeichnet, so ist

$$\frac{\text{Sin } \alpha}{\text{Sin } \beta} = \frac{c_1}{c_2} \qquad 1)$$

Das Verhältnis der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes im Vacuum zu der in einem gegebenen Medium nennt man das Brechungsvermögen dieses Mediums. Ist also c_0 die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Vacuum, n_1 das Brechungsvermögen des ersten und n_2 das des zweiten Mediums, so ist

$$n_1 = \frac{c_0}{c_1}; \; n_2 = \frac{c_0}{c_2}.$$

Daraus erhalten wir:

$$\frac{n_2}{n_1} = \frac{c_1}{c_2} \text{ und aus (1)}$$

$$\frac{\text{Sin } \alpha}{\text{Sin } \beta} = \frac{n_2}{n_1}, \text{ d. h.}$$

$$n_1 \text{ Sin } \alpha = n_2 \text{ Sin } \beta. \qquad 2)$$

Da nun aber die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes im Vacuum von derjenigen in der Luft bei gewöhnlichem Druck nur unerheblich differiert, kann das Brechungsvermögen für die Luft ohne Fehler gleich 1 gesetzt werden (eigentlich 1.00029). In einem optischen System, bei welchem Luft das erste Medium darstellt, wird also $n_1 = 1$, und die Gleich. (2) reduziert sich auf:

$$\text{Sin } \alpha = n_2 \text{ Sin } \beta, \text{ woraus}$$

$$n_2 = \frac{\text{Sin } \alpha}{\text{Sin } \beta}.$$

Das Licht ist aus einer sehr großen Anzahl verschiedener Strahlen zusammengesetzt, welche sich im Vacuum und in Gasen mit derselben Geschwindigkeit fortpflanzen, in festen und tropfbar flüssigen Medien aber eine verschiedene Fortpflanzungsgeschwindigkeit haben, und zwar derart, daß sich die Strahlen geringerer Wellenlänge (die blauen und violetten) langsamer fortpflanzen als diejenigen von größerer Wellenlänge (rote und gelbe). Infolgedessen wird c_0/c_2 d. h. das Brechungsvermögen n_2 für jene größer als für diese, und also $\text{Sin } \beta = \text{Sin } \alpha/n_2$, d. h. der Brechungswinkel kleiner für die blauen und violetten Strahlen. Für blaue und violette Strahlen nähert sich also der gebrochene Strahl in höherem Grade der Normale als für die roten und gelben, jene sind brechbarer.

Als homozentrisches Licht bezeichnet man Licht, welches von einem Punkte ausgegangen ist, oder Licht, dessen Strahlen verlängert alle durch einen Punkt gehen.

Wenn homozentrisches Licht nach Brechung in einem optischen System entweder sich in einem Punkt wieder vereinigt oder so fortgeht, als käme es alles von einem

leuchtenden Punkte her, also wieder homozentrisch ist, so wird der Konvergenzpunkt der Lichtstrahlen in beiden Fällen als das optische Bild des ursprünglich leuchtenden Punktes bezeichnet.

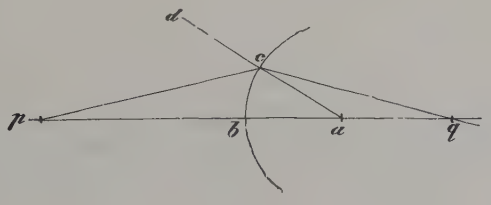
Da Lichtstrahlen, welche von dem Orte des Bildes ausgehen, an der Stelle des ursprünglich leuchtenden Punktes wieder vereinigt werden würden, nennt man den Ort des leuchtenden Punktes und den seines Bildes auch konjugierte Vereinigungspunkte der Strahlen.

Man nennt ferner das optische Bild reell, wenn die Lichtstrahlen, welche von dem leuchtenden Punkte ausgegangen sind, in ihm wirklich zur Vereinigung kommen. Dies kann nur geschehen, wenn das Bild hinter den brechenden Flächen liegt. Man nennt es virtuell, wenn der Vereinigungspunkt der Lichtstrahlen in ihren rückwärts gezogenen Verlängerungen vor der letzten brechenden Fläche liegt. Im letzten Fall schneiden sich also nicht die Lichtstrahlen selbst, sondern nur ihre Verlängerungen.

Um die Leistungen eines optischen Systems zu kennen, muß man die Lage und Größe eines vom System erzeugten optischen Bildes von einem in verschiedener Entfernung vom System befindlichen Objekt berechnen können. Dies wird dadurch möglich, daß jedes optische System einige für dasselbe charakteristische Konstanten, die optischen Kardinalpunkte, hat, mittels welcher die Lage und Größe eines Bildes immer berechnet bzw. konstruiert werden können.

a. Die Lichtbrechung in einem einfachen optischen System.

Wenn man einmal weiß, wie sich die Lichtbrechung gestaltet, wenn das optische System auf eine Kugelfläche reduziert ist, welche zwei Medien verschiedener Brechbarkeit trennt (ein einfaches optisches System), so ist es natürlich, daß man aus den dabei geltenden Gesetzen auch die Lichtbrechung in einem zentrierten System herleiten kann. Wir beginnen daher mit diesem einfachen Fall.



Figur 72.

Es sei bc (Fig. 72) eine Kugelfläche mit dem Zentrum bei a, welche die beiden Medien, deren Brechungsvermögen n_1 bzw. n_2 sei, voneinander trennt. p ist ein leuchtender Punkt, von welchem Lichtstrahlen auf die Kugelfläche fallen. Unter diesen fällt einer mit der Normale zusammen; der Winkel α und demnach auch der Sin. α ist hier Null, also muß auch der Winkel β Null sein: der Strahl geht ungebrochen durch.

Das Bild des Punktes p fällt also auf die Linie pq. Um seinen Ort festzustellen, haben wir zu untersuchen, in welchem Punkt ein anderer von p ausgehender und im Systeme gebrochener Strahl diese Linie pq schneidet. Folgen wir also dem Strahl pc. Sein Einfallswinkel α ist pcd; der Brechungswinkel sei $qca = \beta$. Die Entfernung pb sei f_1, der Radius der Kugelfläche ab sei r, die Entfernung bq, wo der gebrochene Strahl cq die optische Achse des Systemes schneidet, sei f_2. Aus den Dreiecken apc

und aqc erhalten wir dann, da sich die Sinus der Winkel wie die gegenüberliegenden Seiten verhalten:

$$\frac{\text{Sin } \alpha}{\text{Sin } cpa} = \frac{f_1 + r}{ac},$$

$$\frac{\text{Sin } \beta}{\text{Sin } cqa} = \frac{f_2 - r}{ac}.$$

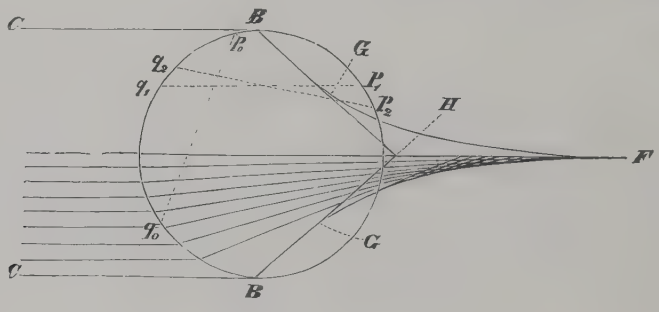
Wenn wir die erste dieser Gleichungen durch die zweite dividieren, so erhalten wir:

$$\frac{\text{Sin } \alpha}{\text{Sin } \beta} \cdot \frac{\text{Sin } cqa}{\text{Sin } cpa} = \frac{f_1 + r}{f_2 - r}.$$

Da $\frac{\text{Sin } \alpha}{\text{Sin } \beta} = \frac{n_2}{n_1}$ und $\frac{\text{Sin } cqa}{\text{Sin } cpa} = \frac{\text{Sin } cqp}{\text{Sin } cpq} = \frac{cp}{cq}$, wird

$$\frac{f_1 + r}{f_2 - r} = \frac{n_2}{n_1} \cdot \frac{cp}{cq} \qquad 3)$$

Aus dieser Gleichung geht hervor, daß die Größe f_2, d. h. der Ort, wo der gebrochene Strahl die optische Achse schneidet, nicht allein von den



Figur 73.

Konstanten n_2, n_1 und r, sondern auch von dem Punkt c abhängig ist, in welchem der einfallende Strahl die Kugelfläche trifft. Ein homozentrisches Strahlenbündel bleibt also nach der Brechung nicht mehr homozentrisch, indem die Lichtstrahlen sich nicht genau in einem Punkte, sondern in einer krummen Linie (kaustischen Linie) schneiden, von der Art wie sie in Figur 73 für parallel auffallende Strahlen dargestellt ist.

Unter gewissen Bedingungen bleibt aber das homozentrische Bündel nach der Brechung homozentrisch, nämlich wenn von dem leuchtenden Punkte nur solche Strahlen auf die Kugelfläche fallen, welche mit der optischen Achse des Systems einen so geringen Winkel bilden, daß das Verhältnis $cp/cq = f_1/f_2$ wird, d. h. wenn der Querschnitt des Strahlenbündels sehr klein ist. In diesem Falle wird die Gleichung (3)

$$\frac{f_1 + r}{f_2 - r} = \frac{n_2 f_1}{n_1 f_2}. \qquad 4)$$

Durch Multiplikation mit den Nennern und Division mit $f_1 f_2$ erhalten wir:

$$\frac{n_1}{f_1} + \frac{n_2}{f_2} = \frac{n_2 - n_1}{r}. \qquad 5)$$

Aus dieser Gleichung folgt, daß, für jeden Wert von f_1, f_2 nur einen einzigen Wert hat.

Für $f_1 = \infty$ wird die Gleichung (5), wenn die Enfernung des Bildpunktes dann mit F_2 bezeichnet wird:

$$\frac{n_2}{F_2} = \frac{n_2 - n_1}{r},$$

$$F_2 = \frac{n_2\, r}{n_2 - n_1} \qquad 6)$$

Für $f_2 = \infty$ wird, wenn die Entfernung des entsprechenden leuchtenden Punktes mit F_1 bezeichnet wird:

$$\frac{n_1}{F_1} = \frac{n_2 - n_1}{r}$$

$$F_1 = \frac{n_1\, r}{n_2 - n_1}. \qquad 7)$$

Die Punkte F_1 und F_2 heißen die Brennpunkte des Systems und sind dadurch charakterisiert, daß Lichtstrahlen, die von dem ersten Brennpunkt F_1 ausgehen, nach der Brechung parallel werden, sowie daß parallele Strahlen, welche auf das System fallen, nach Brechung im System zu dem zweiten Brennpunkt F_2 zusammengebrochen werden.

Die Entfernungen der Brennpunkte sind von den drei Konstanten, n_2, n_1, r, des Systems abhängig und dienen also zur Charakteristik desselben. In der Tat kann man in der Gleichung (5) diese drei Konstanten durch die Brennweiten ersetzen. Durch Multiplikation dieser Gleichung mit $r/(n_2 - n_1)$ erhalten wir:

$$\frac{n_1\, r}{n_2 - n_1} \cdot \frac{1}{f_1} + \frac{n_2\, r}{n_2 - n_1} \cdot \frac{1}{f_2} = 1,$$

und nach Einsetzung der Werte für $n_1 r/(n_2 - n_1)$ und $n_2 r/(n_2 - n_1)$ aus den Gleichungen (7) und (6):

$$\frac{F_1}{f_1} + \frac{F_2}{f_2} = 1. \qquad 8)$$

Wenn die Gleichung (7) durch die Gleichung (6) dividiert wird, so erhält man:

$$\frac{F_1}{F_2} = \frac{n_1}{n_2}; \qquad 9)$$

es verhalten sich also die Brennweiten wie das Brechungsvermögen der betreffenden Medien.

Entsprechende Formeln werden auch erhalten, wenn die Entfernungen nicht vom Vertex, sondern vom Zentrum der brechenden Oberfläche gerechnet werden. Bezeichnen wir $f_1 + r$ mit g_1, $f_2 - r$ mit g_2, so wird die Gleichung (4):

$$\frac{g_1}{g_2} = \frac{n_2}{n_1} \cdot \frac{g_1 - r}{g_2 + r},$$

woraus

$$\frac{n_2}{g_1} + \frac{n_1}{g_2} = \frac{n_2 - n_1}{r} \qquad 10)$$

Die Brennweiten, G_1, G_2, sind nach dieser Bezeichnungsweise

$$G_1 = \frac{n_2\, r}{n_2 - n_1}$$

$$G_2 = \frac{n_1\, r}{n_2 - n_1}$$

und die allgemeine Formel

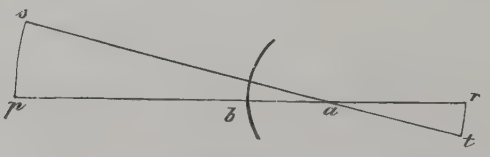
$$\frac{G_1}{g_1} + \frac{G_2}{g_2} = 1 \qquad 11)$$

Das Verhältnis der Brennweiten ist hier

$$\frac{G_1}{G_2} = \frac{n_2}{n_1};$$

wenn die Brennweiten vom Zentrum der brechenden Fläche gerechnet werden, so verhalten sie sich umgekehrt wie das Brechungsvermögen der Medien.

Bei allen diesen Formeln werden alle Entfernungen in der Richtung des einfallenden Lichtstrahles positiv gerechnet. Wenn f_1 negativ ist, bezeichnet dies, daß Strahlen gegen einen im zweiten Medium befindlichen Punkt konvergieren, bei negativem f_2 werden die



Figur 74.

Strahlen nach erfolgter Brechung nicht konvergent, sondern divergieren und zwar gegen einen Punkt, der im ersten Medium um die Entfernung f_2 von dem Vertex der brechenden Fläche liegt.

Ein Blick auf die Gleichungen (8) und (11) ergibt ohne weiteres, daß die Lage des Bildes bei Veränderung der Lage des Objekts alle Werte zwischen $+\infty$ und $-\infty$ annehmen kann.

Abbildung von Objekten. Wenn seitwärts von dem leuchtenden Punkte in gleicher Entfernung von dem Mittelpunkte a (Fig. 74) ein zweiter leuchtender Punkt s liegt, dessen Strahlen ebenfalls nur unter kleinen Einfallswinkeln auf die Kugelfläche fallen, so wird dieser sein Bild ebenfalls in gleicher Entfernung hinter dem Mittelpunkte der Kugelfläche haben. Sind viele solche leuchtende Punkte vorhanden, so werden sie alle, da sie gleiche Entfernung von a haben, in einer mit der brechenden Fläche konzentrischen Kugelfläche liegen. Das gleiche gilt von ihren Bildern t. Für jeden Punkt s der einen Kugelfläche findet man den Ort des Bildes t dann, indem man von s aus eine Gerade bis zum Krümmungsmittelpunkte a zieht und diese verlängert, bis sie die Kugelfläche der Bilder in t schneidet. Dann ist t das Bild von s. Daraus folgt, daß ein solches Bild seinem Objekte geometrisch ähnlich ist, was wieder nur bei sehr kleinem Winkel *pas* stattfindet.

Die Lineardimensionen des Objekts im Verhältnis zu denen des Bildes werden folgendermaßen berechnet. Ist die Größe des Objekts β_1 und die des Bildes β_2, und wird ferner das Bild positiv bezeichnet, wenn es auf dieselbe Seite der optischen Achse als das Objekt fällt, so ist (vgl. Fig. 74):

$$\frac{\beta_1}{-\beta_2} = \frac{pa}{ar} = \frac{g_1}{g_2} \qquad 12)$$

Objekt und Bild verhalten sich also wie ihre resp. Entfernung vom Zentrum des Systems. Das Bild kann daher, je nachdem der Ort des Objekts wechselt, alle Werte zwischen $+\infty$ und $-\infty$ annehmen.

Außer den Brennpunkten sind ferner noch folgende singuläre Punkte zu berücksichtigen.

Wenn der leuchtende Punkt im Vertex der brechenden Oberfläche liegt, d. h. wenn es sich um Strahlen handelt, welche gegen den Vertex konvergieren, so wird nach der Gleichung (8) auch $f_2 = 0$[1]). Dann wird natürlich $g_1 = -g_2$ und also $\beta_1 = \beta_2$.

Im Vertex fallen also Objekt und Bild zusammen, und Objekt und Bild sind gleichgroß und gleichgerichtet. Man benennt diesen Punkt den Hauptpunkt des Systems.

Wenn das Objekt im Zentrum der brechenden Fläche liegt, so wird in der Gleichung (5) $f_1 = -r$ und $f_2 = r$.

Auch hier fallen Objekt und Bild zusammen. Die Bildgröße berechnet sich folgendermaßen:

$$\frac{\beta_1}{-\beta_2} = \frac{g_1}{g_2} = \frac{f_1 + r}{f_2 - r} = (\text{nach Gleich. 4}) = \frac{n_2}{n_1} \cdot \frac{f_1}{f_2} = \frac{n_2}{n_1} \cdot \frac{g_1 - r}{g_2 + r}.$$

Da nun $g_1 = g_2 = 0$ ist, so wird

$$\frac{\beta_1}{-\beta_2} = -\frac{n_2}{n_1}; \text{ d. h. } \frac{\beta_1}{\beta_2} = \frac{n_2}{n_1}.$$

Die zusammenfallenden Bilder sind gleichgerichtet und verhalten sich umgekehrt wie das Brechungsvermögen der beiden Medien. Man bezeichnet das Zentrum der brechenden Fläche als den Knotenpunkt des Systems.

b. Die Lichtbrechung in einem zentrierten optischen System.

Wenn man ein optisches System hat, welches aus mehreren lichtbrechenden und durch Kugelflächen voneinander getrennten Medien besteht, so kann man die Lichtbrechung in demselben berechnen, indem man das Bild, welches von der ersten brechenden Fläche entworfen ist, als den Gegenstand für die zweite betrachtet, das Bild der zweiten als den Gegenstand der dritten usw., und solcher Art ohne besondere Schwierigkeit schließlich Größe und Lage des letzten Bildes finden. Allerdings werden aber die Formeln schon bei einer mäßigen Zahl brechender Flächen bald sehr weitläufig.

Hier kommt es uns nur darauf an, einige allgemeine Gesetze zu beweisen, welche für jede beliebige Zahl brechender Flächen gültig sind, und also die Behandlung eines zentrierten optischen Systems in höchstem Grade erleichtern, was ja beim Auge besonders wichtig ist.

Unter diesen Gesetzen ist folgendes das wichtigste: auch bei einem zentrierten System gilt, was wir von einem einfachen optischen System gesehen haben, nämlich, daß jeder Lage des Objekts nur eine Lage des Bildes entspricht.

Wenn parallele Strahlen gegen ein zentriertes System fallen, müssen sie natürlich durch dasselbe zu einem Brennpunkt zusammengebrochen werden, und ebenso muß ein

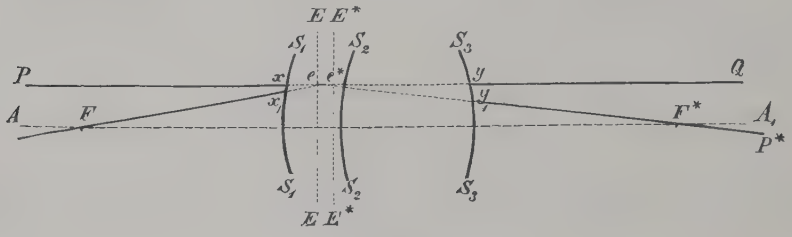
[1]) $\frac{f_2}{F_2} = \frac{f_1}{f_1 - F_1}$; $f_2 = \frac{F_2 f_1}{f_1 - F_1} = \frac{F_2}{1 - \frac{F_1}{f_1}}$; wenn $f_1 = 0$, so wird $f_2 = \frac{F_2}{1 - \infty} = 0$.

Punkt sich finden, der so beschaffen ist, daß die von ihm ausgehenden Strahlen nach der Brechung parallel sind. Jener ist der hintere, dieser der vordere Brennpunkt[1]).

Sei $A\,A_1$ (Fig. 75) die Achse des Systems und seien die Kreisbogen S_1, S_2 . . . . . S_3 die Schnitte der brechenden Flächen mit der Ebene der Zeichnung. Das erste Medium haben wir uns links von S_1, das letzte rechts von S_3 zu denken. Die Punkte F und F^* seien die Brennpunkte.

Wir denken uns einen einfallenden Strahl Px parallel der Achse. Diesem muß als gebrochener im letzten Medium ein Strahl entsprechen, dessen Richtung notwendig durch den hinteren Brennpunkt F^* geht (wie dieser Strahl innerhalb des Systems geht, bleibt uns ganz gleichgültig). Die Richtung des gebrochenen Strahls muß natürlich die Richtung des einfallenden Strahles irgendwo schneiden. Es sei dies im Punkte e^*.

Wir denken uns weiter die fortgesetzte Richtung des einfallenden Strahles in dem letzten Medium. Als einfallender Strahl muß im ersten Medium diesem ein Strahl entsprechen, der durch den vorderen Brennpunkt F geht. Auch dieser Strahl muß sich, wenn er nach rechts verlängert wird, mit der Richtung des entsprechenden Strahles im System irgendwo schneiden, z. B. im Punkte e.



Figur 75.

Gegen den Punkt e konvergieren also die Strahlen Px und Fx_1 im ersten Medium, gegen den Punkt e^* die Strahlen Qy und F^*y_1 im letzten. Es ist also e der leuchtende Punkt und e^* der Bildpunkt.

Legt man durch diese beiden Punkte zwei zur Achse senkrechte Ebenen, so hat nach dem schon Bemerkten natürlich jeder Punkt in der Ebene e sein Bild in der Ebene e^*, und zwar befindet sich dieses Bild auf derselben Seite von der Achse und in derselben Entfernung von ihr als der Lichtpunkt, kurz, ein Objekt, das sich in der Ebene e befindet, hat sein gleichgroßes und gleichgerichtetes Bild in der Ebene e^*.

Diese beiden Ebenen heißen Hauptebenen und die Punkte, an welchen sie die optische Achse des Systems schneiden, Hauptpunkte. Wie ohne Schwierigkeit ersichtlich ist, entsprechen diese Hauptpunkte genau dem Hauptpunkt in einem einfachen optischen System; bei einem solchen findet sich nur der Unterschied, daß die beiden Hauptpunkte nicht getrennt sind, sondern zusammenfallen.

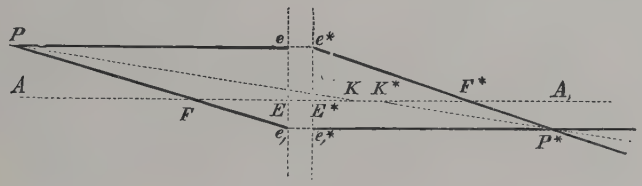
Von den Hauptpunkten werden im allgemeinen alle Entfernungen gerechnet, und zwar betreffend den einfallenden Strahl vom ersten Hauptpunkt und betreffend den gebrochenen vom zweiten Hauptpunkt.

Nun kann man zeigen, daß dasselbe Verhältnis zwischen Objekt und Bild, die wir oben bei dem einfachen optischen System kennen gelernt haben, auch für zentrierte Systeme gilt.

---

[1]) Die folgende Darstellung schließt sich an Ficks Wiedergabe von C. Neumanns Abhandlung über die Haupt- und Brennpunkte eines Linsensystems an.

Sei $A\,A_1$ (Fig. 76) die Achse des Systems, E und E^* seine Hauptpunkte, F und F^* seine Brennpunkte. Es sei ferner P ein beliebig gewählter leuchtender Punkt. Unter den von ihm ausgehenden Strahlen geht einer durch den ersten Brennpunkt, und seine Richtung schneidet die erste Hauptebene in dem Punkte e_1. Dieser Punkt hat sein Bild in der zweiten Hauptebene und in gleicher Entfernung von der Achse $e_1{}^*$. Die Richtung des gebrochenen Strahles muß also durch den Punkt e^* gehen und übrigens mit der Achse parallel sein, da der einfallende Strahl $P e_1$ durch den ersten Brennpunkt geht. Dem nach F im ersten Medium gerichteten Strahl entspricht also im letzten Medium der nach $e_1{}^*$ gerichtete, mit der Achse parallele Strahl $e_1{}^* P^*$, und auf



Figur 76.

diesen Strahl fällt das Bild des Punktes P, wenn homozentrisches Licht nach der Brechung homozentrisch bleibt.

Folgen wir, um den Schnittpunkt zu finden, dem von P ausgehenden, mit der Achse parallelen Strahl $P e$; seine Fortsetzung in das letzte Medium geht natürlich durch den hinteren Brennpunkt F^* und schneidet die Richtung des einfallenden Strahles in der zweiten Hauptebene im Punkt e^*, welcher das Bild des Punktes e ist, in welchem der von P ausgehende Strahl die erste Hauptebene schneidet.

In der Figur 76 sind die Dreiecke $F e_1 E$ und $P e_1 e$ sowie die Dreiecke $E^* e^* F^*$ und $e_1{}^* e^* P^*$ einander ähnlich. Wenn $e P = f_1$, $e_1{}^* P^* = f_2$, $F E = F_1$ und $E^* F^* = F_2$, erhalten wir also

$$\frac{e_1 E}{e_1 e} = \frac{F_1}{f_1} \text{ und } \frac{e^* E^*}{e^* e_1{}^*} = \frac{F_2}{f_2}.$$

Addiert man die beiden Gleichungen zueinander, so ergibt sich

$$\frac{e_1 E}{e_1 e} + \frac{e^* E^*}{e^* e_1{}^*} = \frac{F_1}{f_1} + \frac{F_2}{f_2}.$$

Da nun aber $e_1 e = e^* e_1{}^*$ und $e E = e^* E^*$, so ist die Summe der im ersten Membrum enthaltenen Quantitäten $= 1$, und wir erhalten also

$$\frac{F_1}{f_1} + \frac{F_2}{f_2} = 1, \qquad 13)$$

welche Gleichung in ganz derselben Weise wie die früher gefundene Gleichung (8) den Ort des Bildes in seiner Abhängigkeit vom Ort des Objekts angibt. In beiden Fällen werden die Entfernungen in derselben Weise von den Hauptpunkten des Systems gerechnet.

Bezeichnet man die Größe eines in A gegen die Achse senkrecht gestellten Objekts $A P = E e = E^* e^*$ mit β_1 und die Größe des entsprechenden Bildes, $A_1 P^* = E^* e_1{}^* = E e_1$, mit β_2, so erhält man

$$-\frac{\beta_1}{\beta_2} = \frac{f_1 - F_1}{F_1} = \frac{F_2}{f_2 - F_2}.$$

Da die Summe der Dividenden, durch die Summe der Divisoren zweier gleicher Quotienten dividiert, einen ihnen gleichen Quotienten ergibt, so erhalten wir noch

$$-\frac{\beta_1}{\beta_2} = \frac{F_2 + f_1 - F_1}{F_1 + f_2 - F_2} = \frac{f_1 + (F_2 - F_1)}{f_2 - (F_2 - F_1)} \qquad 14)$$

Diese Gleichung sagt uns, daß, wenn wir von jedem Hauptpunkte aus eine gleiche Distanz $(F_2 - F_1)$ auf der Achse des Systems abtragen in der Richtung, nach welcher die Strahlen gehen, wir zwei Punkte K und K^* erhalten, welche so beschaffen sind, daß sich das Objekt zum entsprechenden Bild wie der Abstand des Objekts von K zum Abstande des Bildes von K^* verhält.

Die Punkte stellen die Knotenpunkte des Systems dar und entsprechen dem zu einem einzigen reduzierten Knotenpunkte in dem einfachen optischen Systeme. Auch in der Beziehung, daß diese Punkte konjugiert sind, stimmen sie mit den Knotenpunkten des einfachen Systems überein. Wenn wir nämlich in der Gleichung (13) statt f_1 den Wert $-(F_2 - F_1)$ einsetzen, was bedeutet, daß der Objektpunkt um eine Strecke $(F_2 - F_1)$ hinter dem ersten Hauptpunkte liegt, so erhalten wir

$$-\frac{F_1}{F_2 - F_1} + \frac{F_2}{f_2} = 1,$$

woraus $f_2 = F_2 - F_1$.

In der Figur 76 sind nach der Gleichung (14) die Dreiecke PKA und $P^*K^*A_1$ ähnlich und also die Winkel, welche die Linien PK und P^*K^* mit der Achse bilden, gleichgroß. Also hat ein Strahl, der im ersten Medium gegen den ersten Knotenpunkt gerichtet ist, seine Fortsetzung im letzten Medium in einem ihm parallelen und gegen den zweiten Knotenpunkt gerichteten Strahl.

In jedem zentrierten optischen System haben wir also folgende, für dieses charakteristische und dasselbe charakterisierende Punkte:

1. Die beiden Brennpunkte. Die Strahlen, welche durch den ersten Brennpunkt gehen, werden nach der Brechung mit der Achse des Systems parallel. Die Strahlen, welche vor der Brechung der Achse parallel sind, gehen nach der Brechung durch den zweiten Brennpunkt.

2. Die beiden Hauptpunkte sind konjugierte Punkte, welche so beschaffen sind, daß, wenn durch dieselben je eine Ebene senkrecht gegen die optische Achse gelegt wird, das Bild eines in der ersten Hauptebene befindlichen Objektes in die zweite Hauptebene fällt und gleichgroß und gleichgerichtet als das Objekt ist.

3. Die beiden Knotenpunkte sind ebenfalls konjugierte Punkte; ein Strahl, welcher im ersten Medium gegen den ersten Knotenpunkt gerichtet ist, ist im letzten Medium seiner ursprünglichen Richtung parallel und gegen den zweiten Knotenpunkt gerichtet.

Wie unter Anwendung dieser Konstanten die Lage und Größe eines von einem zentrierten System entworfenen Bildes konstruiert werden können, ist aus der Figur 76 ohne weiteres ersichtlich. Für ein einfaches optisches System ist nur zu beachten, daß die beiden Hauptpunkte im Vertex und die beiden Knotenpunkte im Zentrum der brechenden Fläche zusammenfallen.

c. Linsen.

Eine besondere Betrachtung erfordern noch die sogen. Linsen, d. h. optische Systeme, bei welchen das erste und letzte Medium identisch sind, beide ein kleineres Brechungsvermögen haben als das mittlere Medium und der Abstand der brechenden Flächen kleiner ist als die Krümmungsradien.

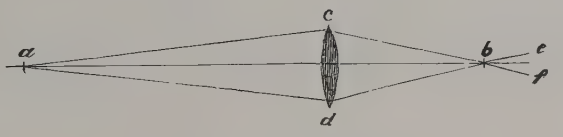
In Linsen sind, wegen der Identität des ersten und letzten Mediums, die Hauptbrennweiten gleichgroß, und die Gleichung (13) reduziert sich also, da $F_1 = F_2 = F$ ist, zu

$$\frac{1}{f_1} + \frac{1}{f_2} = \frac{1}{F}, \qquad 15)$$

welches die gewöhnliche Linsenformel darstellt.

Bei den Linsen fallen ferner die Hauptpunkte mit den Knotenpunkten zusammen.

Als optisches Zentrum der Linse bezeichnet man den Punkt, dessen Bilder die beiden Knotenpunkte sind. Es liegt in der optischen Achse,



Figur 77. Sammellinse.

und seine Entfernungen von den beiden Flächen verhalten sich zueinander wie die Radien dieser Flächen.

Es ist einleuchtend, daß die Lichtbrechung in einer Linse um so stärker ist, je kürzer ihre Brennweite; die brechende Kraft der Linse ist also der Brennweite umgekehrt proportional: $1/F$.

Als Einheit der brechenden Kraft einer Linse benutzt man diejenige Linse, welche eine Brennweite von 1 m hat, und nennt diese Kraft eine Dioptrie. Eine Linse von zwei Dioptrien hat also eine Brennweite von $^1/_2$ m, eine Linse von drei Dioptrien eine von $^1/_3$ m usw.

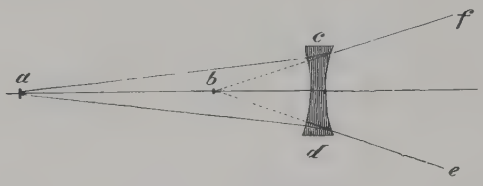
Man unterscheidet Sammellinsen und Zerstreuungslinsen. Die Sammellinsen (Fig. 77) haben eine positive Brennweite, machen also parallel einfallende Strahlen konvergent und vereinigen sie in dem Brennpunkt; sie machen konvergente Strahlen noch konvergenter und divergente Strahlen weniger divergent oder auch konvergent, ersteres, wenn sie von einem Punkte jenseit des Brennpunktes divergieren, letzteres, wenn von einem solchen diesseit des Brennpunktes.

Die Zerstreuungslinsen (Fig. 78) haben eine negative Brennweite, machen parallel eintretende Strahlen divergent, divergente noch mehr divergent, konvergente weniger konvergent oder divergent.

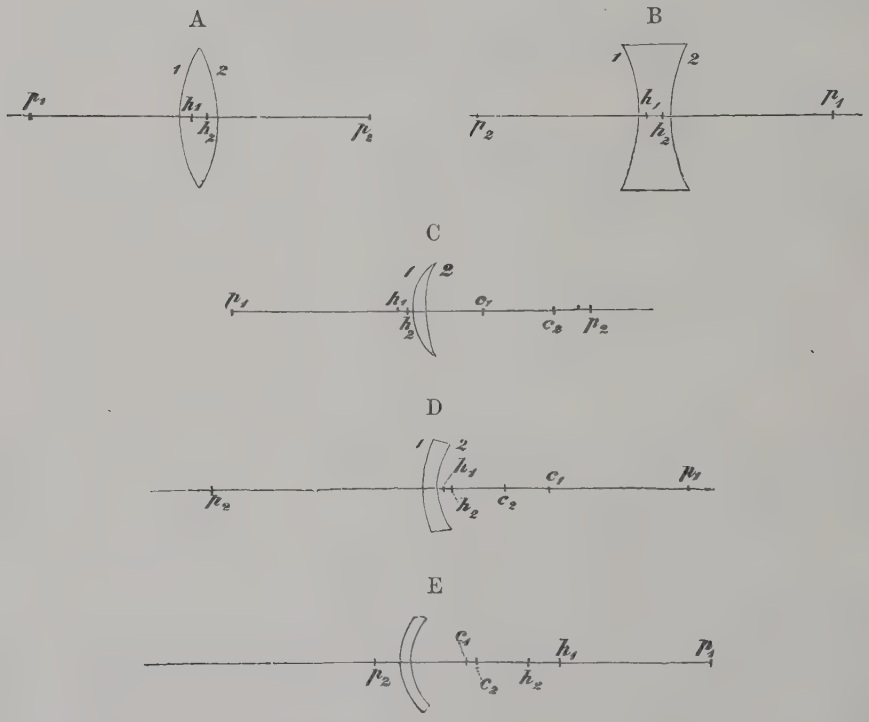
Sammellinsen sind 1. alle bikonvexen Linsen und 2. konkavkonvexe Linsen gewisser Art.

Zerstreuungslinsen sind 1) alle bikonkave Linsen und 2) konkavkonvexe Linsen gewisser Art.

Wenn eine konkavkonvexe Linse nach dem Rande zu dicker ist, so ist sie immer eine Zerstreuungslinse. Damit sie eine Sammellinse sei, muß sie nach dem Rande hin dünner werden. Man darf aber beide Sätze nicht umkehren.



Figur 78. Zerstreuungslinse.



Figur 79. A, Bikonvexe Linse. B, Bikonkave Linse. C, Konkavkonvexe Linse mit positiver Brennweite, D, Konkavkonvexe Linse mit negativer Brennweite. E, Konkavkonvexe Linse mit negativer Brennweite, welche nach dem Rande zu dünner wird. In allen Figuren bezeichnet p_1 den ersten, p_2 den zweiten Brennpunkt; h_1 den ersten, h_2 den zweiten Hauptpunkt; c_1 den Krümmungsmittelpunkt der ersten Fläche, c_2 denjenigen der zweiten Fläche. Nach Helmholtz.

Die Lagen der Brennpunkte und der Hauptpunkte dieser verschiedenen Arten von Linsen sind in den Figuren 79 A—E dargestellt.

Das Bild $\beta_2 = -\beta_1 \cdot F/(f_1 - F)$ ist bei einer Sammellinse immer umgekehrt, solange $f_1 > F$. Wenn f_1 von ∞ bis F abnimmt, nimmt die Größe des Bildes von 0 bis $-\infty$ ununterbrochen zu. Wenn das Objekt vom ersten Brennpunkt zum ersten Hauptpunkt fortrückt, wird das Bild aufrecht und nimmt von $+\infty$ bis zu einer dem Objekt gleichen Größe ab.

Bei negativem f_1 ist das Bild aufrecht und kleiner als das Objekt, und während f_1 von 0 bis $-\infty$ rückt, nimmt das Bild bis auf 0 ab.

Bei Zerstreuungslinsen ist laut der Gleichung $\beta_2 = -\beta_1 \cdot -F/(f_1 + F)$ das Bild, solange f_1 positiv ist, aufrecht und nimmt, wenn f_1 von $+\infty$ bis 0 abnimmt, von 0 zu, bis es die Größe des Objekts erreicht. Für negative Werte von f_1, welche absolut kleiner als F sind, ist das Bild fortwährend aufrecht und nimmt bis $+\infty$ zu. Für negative Werte von f_1, welche absolut größer als F sind, wird β_2 umgekehrt und nimmt von $-\infty$ bis 0 ab, während f_1 von dem hinteren Brennpunkt bis $-\infty$ rückt.

Summierung von Linsen. Wenn zwei Linsen, bei denen der Abstand zwischen dem hinteren Hauptpunkt der ersten Linse und dem vorderen Hauptpunkt der zweiten vernachlässigt werden kann, zusammenwirken, findet sich der gemeinsame Brennpunkt des Systems durch folgende Rechnung.

Es sei

$$\frac{1}{f_1} + \frac{1}{f_2} = \frac{1}{F} \qquad 16)$$

die Gleichung der ersten Linse, und

$$\frac{1}{\varphi_1} + \frac{1}{\varphi_2} = \frac{1}{\Phi} \qquad 17)$$

die der zweiten Linse.

Die Strahlen, welche parallel gegen die Linse (16) fallen und in F zusammengebrochen werden, werden von der Linse (17) zu dem Brennpunkt des zusammengesetzten Systems Ψ gebrochen; dieser Punkt wird erhalten, wenn wir in der Gleichung (17) $\varphi_1 = F$ setzen. Wenn (16) eine Sammellinse ist, so wird natürlich F mit negativem Vorzeichen einzuführen sein. Es wird also:

$$-\frac{1}{F} + \frac{1}{\Psi} = \frac{1}{\Phi};$$

$$\frac{1}{\Psi} = \frac{1}{\Phi} + \frac{1}{F}. \qquad 18)$$

Da ja $1/F$ und $1/\Phi$ die brechende Kraft der betreffenden Linsen bezeichnen, so geht hervor, daß die brechende Kraft des ganzen Systems gleich der Summe der brechenden Kräfte der beiden ursprünglichen Systeme ist.

§ 2. Die optischen Konstanten des Auges.

Das Auge stellt ein kompliziertes zentriertes System dar und enthält mehrere lichtbrechende Medien, welche durch annähernd kugelige Flächen voneinander getrennt sind. Diese Medien sind von vorn nach hinten: 1. die Hornhaut, 2. die wässerige Feuchtigkeit, 3. die Linse, 4. der Glaskörper.

Um dem Gang der Lichtstrahlen im Auge folgen zu können, müssen wir bestimmen: 1. das Brechungsvermögen der einzelnen Augenmedien, 2. die Krümmungshalbmesser der brechenden Oberflächen, 3. die Entfernung der einzelnen brechenden Flächen voneinander.

Die folgende Tabelle enthält nach Gullstrand eine Zusammenstellung der wahrscheinlichsten Werte für das Brechungsvermögen der lichtbrechenden Medien im menschlichen Auge:

Hornhaut	1.376
Wässerige Feuchtigkeit	1.336
Glaskörper	1.336
Kristalllinse, Rinde der Linsenpole	1.386
Kristalllinse, Zentrum	1.406

Bis gegen Ende des zweiten Lebensjahrzehnts stellt die Linse ein Medium dar, dessen Brechungsvermögen von außen nach dem Kern stetig zunimmt. Etwa um das 20. Lebensjahr erscheinen die ersten Zeichen einer Unstetigkeit, indem von nun an in der Linse zwei verschiedene Medien mit stetig veränderlichem Brechungsvermögen durch eine kontinuierliche Fläche voneinander getrennt werden.

Schon seit lange hat man bei der Berechnung der Lichtbrechung im Auge anstatt der wirklichen Linse eine fiktive, homogene Linse von gleicher Brechkraft benutzt. Erst in der letzten Zeit ist indessen der Strahlengang in heterogenen Medien von Gullstrand ermittelt und dadurch eine befriedigende Theorie der Lichtbrechung in der Augenlinse ermöglicht worden.

Bei Gullstrands Darstellung von der Abbildung der Strahlen, welche längs der Linsenachse einfallen, wird die Kernsubstanz durch eine homogene Linse von genau denselben optischen Eigenschaften und dem Brechungsvermögen des Linsenkerns vertreten. Diese äquivalente Kernlinse liegt in einem Medium, dessen Brechungsvermögen dem der Kortikalsubstanz der Linsenpole gleich ist und dessen Oberflächen die gleichen Radien wie diese haben. Hierdurch bekommt die schematische Gesamtlinse genau dieselben dioptrischen Werte wie die wirkliche; eine homogene Linse von gleicher Form und Brechkraft würde ein Brechungsvermögen von 1.409 haben.

Die Messung der Krümmungshalbmesser der lichtbrechenden Medien wurde am lebenden Auge zuerst von Helmholtz mittels eines zu diesem Zwecke besonders konstruierten Instrumentes, des Ophthalmometers, bestimmt. Mit diesem und anderen zu demselben Zwecke gebauten Apparaten mißt man die Größe des durch Spiegelung in den verschiedenen Kugelflächen entworfenen Bildes eines Gegenstandes von bekannter Länge. Bei konstanter Entfernung des Gegenstandes ist das Bild um so größer, je größer der Krümmungshalbmesser ist.

Der Raum erlaubt es nicht, von den von verschiedenen Autoren konstruierten Ophthalmometern hier eine Beschreibung zu geben, besonders da eine solche ohne eine eingehende Darstellung der Theorie der Instrumente von keinem eigentlichen Nutzen sein würde.

In folgender Tabelle sind die Krümmungshalbmesser und die Orte der brechenden Flächen in Millimetern nach Gullstrand zusammengestellt; als Ort einer Fläche wird deren Abstand vom Hornhautscheitel bezeichnet.

Krümmungshalbmesser der vorderen Hornhautfläche	7.7
Krümmungshalbmesser der hinteren Hornhautfläche	6.8
Krümmungshalbmesser der vorderen Linsenfläche	10.0
Krümmungshalbmesser der vorderen Fläche der äquivalenten Kernlinse	7.911
Krümmungshalbmesser der hinteren Fläche der äquivalenten Kernlinse	— 5.76
Krümmungshalbmesser der hinteren Linsenfläche	— 6.0
Ort der vorderen Hornhautfläche	0.0
Ort der hinteren Hornhautfläche	0.5
Ort der vorderen Linsenfläche	3.6
Ort der vorderen Fläche der äquivalenten Kernlinse	4.146
Ort der hinteren Fläche der äquivalenten Kernlinse	6.565
Ort der hinteren Linsenfläche	7.2
Ort der Fovea centralis der Netzhaut	24.0

Auf Grund dieser Angaben über Brechungsvermögen, Radien usw. hat Gullstrand die in untenstehender Tabelle aufgenommenen optischen Konstanten für ein schematisches Auge berechnet. Als Ort der verschiedenen Punkte und Flächen ist immer ihre Entfernung vom Hornhautscheitel angegeben, und zwar wird sie in der Richtung des Lichtes positiv gerechnet. (Die früheren Berechnungen von Helmholtz können hier nicht berücksichtigt werden.)

Es braucht wohl kaum bemerkt zu werden, daß erhebliche individuelle Abweichungen vorkommen, und daß also die hier angegebenen Zahlen nur eine Art von Schema darstellen.

Hornhaut,	vordere Brennweite	— 23.227 mm
	hintere Brennweite	31.031 mm
	Brechkraft[1])	43.05 Dioptrien
Linse,	Brennweite	69.908 mm
	Brechkraft[2])	19.11 Dioptrien
Vollauge,	Ort des 1. Hauptpunktes	1.348 mm
	Ort des 2. Hauptpunktes	1.602 mm
	Ort des 1. Knotenpunktes	7.078 mm
	Ort des 2. Knotenpunktes	7.332 mm
	Ort des 1. Brennpunktes	— 15.707 mm
	Ort des 2. Brennpunktes	24.387 mm
	Vordere Brennweite	— 17.055 mm
	Hintere Brennweite	22.785 mm
	Brechkraft[1])	58.64 Dioptrien

In diesem schematischen Auge liegt der hintere Brennpunkt 0.387 mm hinter der Netzhaut, und parallele Strahlen würden sich daher nicht auf der Netzhaut vereinigen können. Wenn man aber den Einfluß der sphärischen Aberration gebührend berück-

---

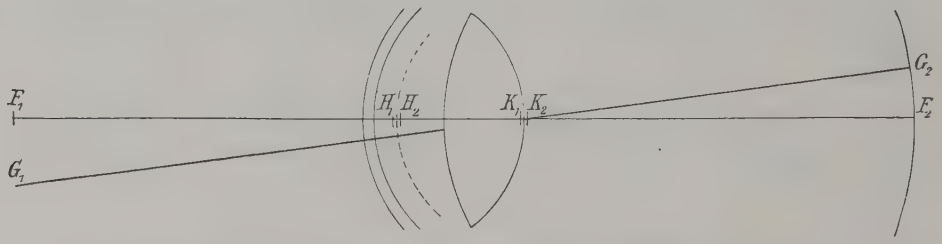
[1]) Wo das erste Medium Luft ist, ist die Brechkraft gleich dem reziproken Wert der in Meter gemessenen vorderen Brennweite.

[2]) Bei der Augenlinse, die von wässeriger Feuchtigkeit und Glaskörper umgeben ist, ist die Brechkraft gleich dem reziproken Wert der durch das Brechungsvermögen dieser Medien (1.336) dividierten, in Meter gemessenen Brennweite, also 1.336/0.069908.

sichtigt, findet man, daß gerade ein derartig gebautes Auge tatsächlich für parallele Strahlen eingestellt ist.

In Figur 80 sind diese Werte in einem bei etwa dreimaliger Vergrößerung gezeichneten Durchschnitt eines menschlichen Auges eingetragen. Wir sehen, daß die Hauptpunkte (H_1, H_2) etwa in der Mitte der vorderen Kammer und die Knotenpunkte (K_1, K_2) an der Grenze zwischen der Linse und dem Glaskörper liegen. Der hintere Brennpunkt (F_2) fällt etwas hinter die Netzhaut.

Vermittels dieser Kardinalpunkte läßt sich in der früher dargestellten Weise der Weg eines gegebenen einfallenden Strahles nach der letzten Brechung finden; ebenso der Ort eines beliebigen in der Nähe der Achse befindlichen Punktes. Da übrigens die beiden Hauptpunkte, wie auch die beiden Knotenpunkte einander sehr nahe liegen (bei dem oben berechneten Auge ist der betreffende Abstand 0.254 mm), so kann man für viele Zwecke die beiden Hauptpunkte wie auch die beiden Knotenpunkte in je einem Punkt zusammenschmelzen lassen, und hierdurch wird das Auge zu einem einfachen



Figur 80. Die Lage der Kardinalpunkte im schematischen Auge, nach Gullstrand.

optischen System reduziert. In einem solchen reduzierten Auge würde der einfache Hauptpunkt 1.475 mm und der einfache Knotenpunkt 7.205 mm hinter dem Hornhautscheitel liegen. Von diesem Punkt wird durch den reduzierten Hauptpunkt ein Kreisbogen (die unterbrochene Linie in Fig. 80) gezogen (Krümmungshalbmesser 5.730): dieser stellt dann die vordere Begrenzungsfläche des Auges dar; vor ihr befindet sich Luft, hinter ihr wässerige Feuchtigkeit oder Glaskörper.

Wie aus der Tabelle Seite 201 hervorgeht, ist die Brechkraft der Hornhaut 43.05, die des ganzen Auges 58.64 Dioptrien. Hieraus folgt, daß die stärkste Brechung der Lichtstrahlen an der Hornhaut geschieht. Die Hornhaut ist also das wichtigste der lichtbrechenden Augenmedien.

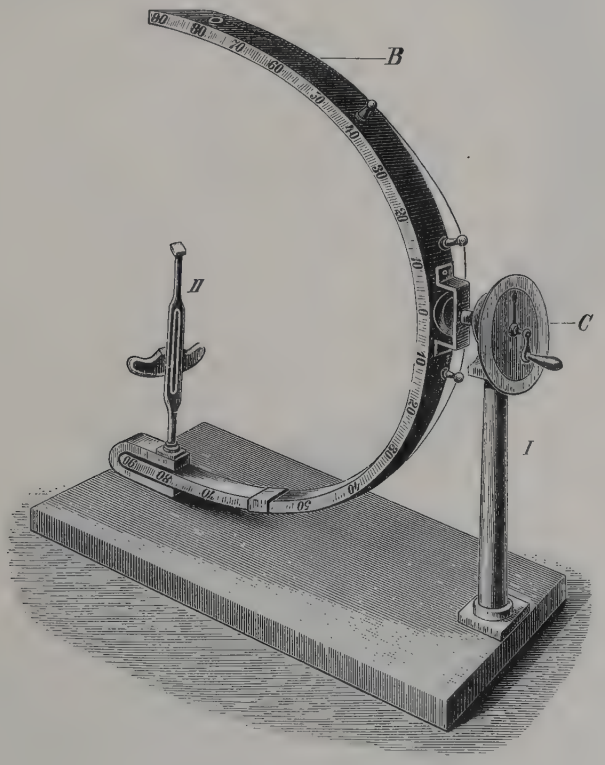
Nach Entfernung der Linse bei einem Auge vom hier dargestellten optischen Bau beträgt der Verlust an Brechkraft 58.64 — 43.05 = 15.59 Dioptrien. Da das korrigierende Glas aber nicht in den Hauptpunkt des linsenlosen Auges gebracht werden kann, sondern in etwa 12 mm Abstand vom Hornhautscheitel getragen wird, braucht die Brechkraft dieses Glases nur etwa 11 Dioptrien zu betragen.

§ 3. Die Bilder auf der Netzhaut.

Die Größe und Lage des Bildes in einem zentrierten optischen System wird, wie wir gesehen haben, durch folgende Gleichung ausgedrückt: $\beta_2 = -\beta_1 F_1/(f_1 - F_1)$. Solange also $f_1 > F_1$, ist das auf die Netzhaut fallende Bild eines äußeren Objekts umgekehrt und solange $f_1 > 2F_1$, verkleinert; dies trifft immer zu, denn wir können mit dem lichtbrechenden Apparat des Auges Strahlen, die von einem näher dem Auge liegenden Punkt kommen, nicht auf der Netzhaut zu einem scharfen Bild vereinigen.

a. Direktes und indirektes Sehen.

Wenn wir einen Gegenstand mit dem Auge genau wahrnehmen wollen, so richten wir das Auge so, daß die Mitte des Objekts auf der Mitte

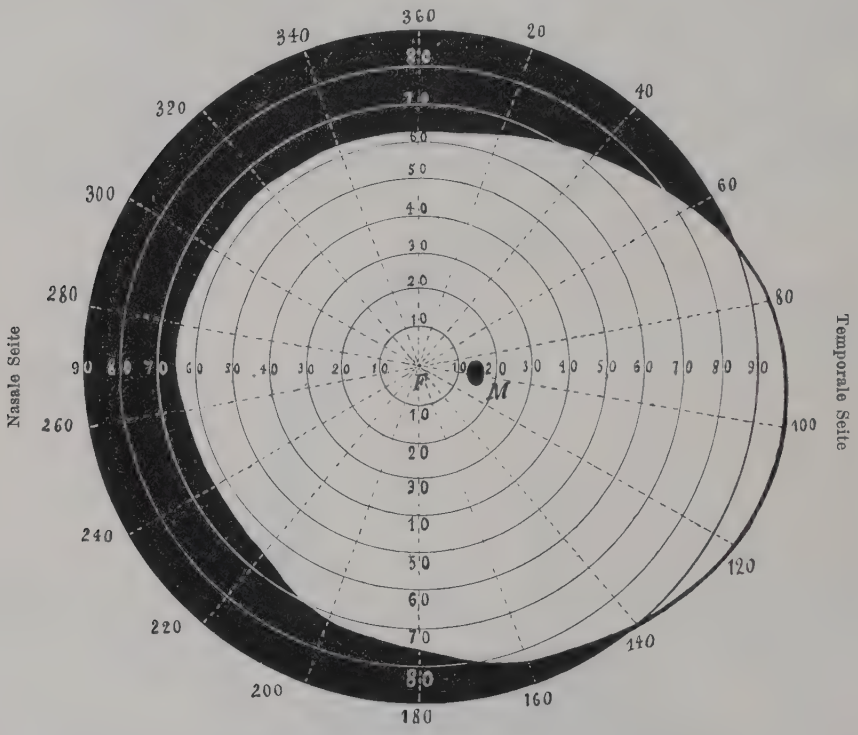


Figur 81. Försters Perimeter.

der Zentralgrube der Netzhaut abgebildet wird. Diese wird daher als Stelle des deutlichsten Sehens bezeichnet. Der Durchmesser der Zentralgrube beträgt nach Fritsch etwa 1—1.5 mm und entspricht also einem Gesichtswinkel (vgl. S. 209) von etwa $3^1/_2$—5^0.

Die nervösen Elemente der Netzhaut erstrecken sich aber bis zu der Ora serrata retinae. Auch diese sind gegen Licht empfindlich und rufen bewußte Empfindungen hervor. Diese Empfindungen sind aber im Vergleich mit den Gesichtsempfindungen, welche wir von der Zentralgrube erhalten, hinsichtlich ihrer Schärfe weniger deutlich und zwar in einem um so höheren Grade, je weiter nach der Seite von der Zentralgrube die betreffende Netzhautstelle liegt.

Davon kann man sich durch einen sehr einfachen Versuch überzeugen. Man schließe das eine Auge und richte das andere scharf auf irgendein Objekt, ohne das



Figur 82. Normales Gesichtsfeld des rechten Auges für Weiß mit einer Marke von 20 qmm, nach Baas. *F*, Fixationspunkt; *M*, blinder Fleck.

Auge zu bewegen. Man findet dann, daß unter allen Gegenständen des Raumes nur das direkt fixierte und die demselben nächstliegenden deutlich erscheinen, während andere Gegenstände nur undeutlich hervortreten. Man nennt das Sehen mit den außerhalb der Zentralgrube liegenden Teilen der Netzhaut das indirekte Sehen.

Zur Untersuchung der peripheren Ausbreitung des Gesichtsfeldes benutzt man Instrumente, welche als Perimeter bezeichnet werden. Das Perimeter von Förster (Fig. 81) besteht aus einem an seinem Rande in Grade eingeteilten Halbkreis von etwa 35 cm Radius. Mit seiner Mitte ist dieser Halbkreis an einem Pfeiler (I) befestigt und kann durch Drehung um seine hier befindliche Achse in verschiedene Meridiane eingestellt werden. Im Mittelpunkte des Halbkreises steht ein zweiter Pfeiler (II), welcher eine Stütze für das Kinn trägt. Der Kopf wird nun so gehalten, daß sich das zu untersuchende Auge gerade gegenüber der Mitte des Kreisbogens befindet.

In der Mitte des Kreisbogens findet sich eine kleine weiße Scheibe. Das Auge fixiert diese Scheibe scharf und ohne sich zu bewegen. Währenddessen führt man von der Mitte nach der Peripherie oder umgekehrt längs dem Kreisbogen eine andere kleine, weiße Scheibe: das Versuchsindividuum hat nun anzugeben, wann diese Scheibe verschwindet, bzw. wieder erscheint. Man notiert sich die entsprechende Gradzahl am Kreisbogen des Perimeters und bestimmt nun die Ausdehnung des Gesichtsfeldes in demselben Meridian nach der anderen Seite. Dann wird der Perimeterbogen in einen anderen, um 20° entfernten Meridian gestellt und die Untersuchung in der schon beschriebenen Weise wiederholt.

Die Resultate dieser Bestimmungen werden in dazu hergestellte Schemata eingetragen, welche eine Menge von konzentrischen, den Gradzahlen am Perimeterbogen entsprechenden Kreisen sowie, von 20 zu 20 Graden, den Augenmeridianen entsprechenden Durchmessern enthalten. Für jeden Meridian werden die Grenzen des Gesichtsfeldes angegeben und die solcherart bestimmten Punkte durch gerade Linien verbunden. Die so erhaltene Perimeterkarte (Fig. 82) stellt das Gesichtsfeld dar, d. h. die Summe aller derjenigen Punkte des umgebenden Raumes, von welchen aus eine Erregung des nicht bewegten Auges stattfinden kann. Das Gesichtsfeld des Auges erstreckt sich weiter nach außen als nach innen: dies ist von der Nase bedingt, welche bei geradeaus gerichtetem Blick einen Teil der Strahlen vom Auge ausschließt.

Das indirekte Sehen hat für uns eine sehr große Bedeutung, denn durch dasselbe erhalten wir eine Vorstellung von dem Raum, in dem sich das direkt betrachtete Objekt befindet. Vor allem spielt es bei unseren Ortsveränderungen, insofern der Gesichtssinn uns dabei leitet, eine hervorragende Rolle. Wenn man das eine Auge schließt, hat dies in dieser Hinsicht gar keinen Einfluß. Wenn wir aber zu gleicher Zeit außerdem das indirekte Sehen des zweiten Auges ausschließen, indem wir durch eine Röhre oder durch die zur Hälfte geschlossene Hand blicken, so sehen wir allerdings das direkt beobachtete Objekt ganz wie vorher; was sich sonst im Gesichtsfeld befand, ist jetzt verschwunden. Infolgedessen wird das Gehen beträchtlich erschwert; denn wir können nunmehr die uns begegnenden Hindernisse weder wahrnehmen, noch ihnen ausweichen. Ja sogar die Nahe-Arbeit, wie das Lesen, ist jetzt schwieriger als sonst, weil nur ein kleiner Teil der Schrift auf einmal gelesen werden kann und die Einstellung des Blickes auf einen bestimmten Punkt erheblich erschwert ist.

b. Die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut.

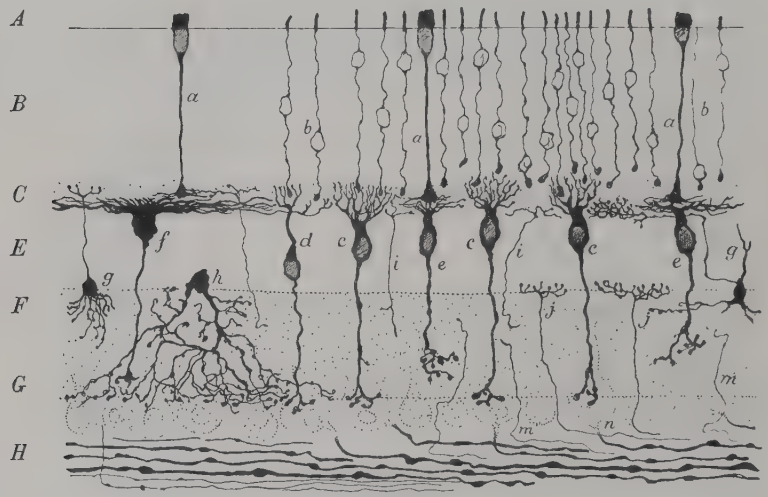
Die Netzhaut besteht aus mehreren verschiedenen Elementen, welche teils nervöser Natur sind, teils als Stützsubstanz für die nervösen Gebilde dienen; erstere sind nach Ramon y Cajal folgende (vgl. Fig. 83).

Die Stäbchenfasern (*bb*), deren Körper nebst denen der Zapfen die äußere Körnerschicht bilden (*B*), enden nach innen frei mit einem Knötchen, welches von den Endfasern der oberen Fortsätze bestimmter bipolarer Zellen (*c*) umsponnen wird. Diese Zellen nebst den entsprechenden für die Zapfen setzen die innere Körnerschicht (*E*) zusammen; ihr oberes Büschel ist vertikal. Unten setzt sich die bipolare Zelle auf eine Ganglienzelle auf (*n*) und umklammert sie mit fingerförmigen Zweigen. Diese Ganglienzellen bilden die sogen. Ganglienzellenschicht (*G*).

Die Zapfenfaser (*a*) endet mit einer breiten Basis, von welcher basiläre kurze Fädchen ausgehen. Mit diesen treten die Fädchen von den Enden der für die Zapfen bestimmten bipolaren Zellen in Kontakt (*e*); das obere Büschel dieser Zellen ist, im Gegensatz zu dem Büschel der für die Stäbchen bestimmten bipolaren Zellen, ganz flach. Der untere Fortsatz dieser Zellen endet in verschiedener Höhe in der inneren plexiformen Schicht (*F*) mit einer Endverästelung, welche mit den nach oben ziehenden Ästchen bestimmter Ganglienzellen zusammentrifft.

Von den Zellen der Ganglienzellenschicht gehen die Opticusfasern aus und bilden die innerste Schicht der Netzhaut, die Nervenfaserschicht (*H*).

Die Ausdehnung der oberen Büschel der bipolaren Zellen (*E*), sowohl derer, welche für die Stäbchen, als derer, welche für die Zapfen bestimmt sind, ist sehr verschieden. Im allgemeinen stehen mehrere Stäbchen oder Zapfen mit je einer der bipolaren Zellen



Figur 83. Ein Schnitt durch die Netzhaut eines erwachsenen Hundes, nach Cajal. *A*, Schicht der Stäbchen und Zapfen; *B*, Körper der Sehzellen (äußere Körnerschicht); *C*, äußere plexiforme Schicht; *E*, Schicht der bipolaren Zellen (innere Körnerschicht); *F*, innere plexiforme Schicht; *G*, Ganglienzellenschicht; *H*, Schicht der Opticusfasern. *a*, Zapfenfaser; *b*, Korn und Faser eines Stäbchens; *c*, bipolare Zelle mit aufsteigendem Büschel, zu den Stäbchen gehörig; *e*, bipolare Zelle mit flach ausgebreitetem Büschel, zu den Zapfen gehörig; *f*, riesige bipolare Zelle mit flach ausgebreitetem Büschel; *h*, diffuse amakrine Zelle, deren variköse Zweige meistenteils direkt auf den Ganglienzellen liegen; *i*, aufsteigende Nervenfasern; *j*, zentrifugale Fasern; *g* und *g'* besondere Zellen, welche sich selten imprägnieren; *n*, Ganglienzelle, welche den Endbüschel einer für die Stäbchen bestimmten bipolaren Zelle in sich aufnimmt; *m*, Nervenfaser, welche sich in der inneren plexiformen Schicht verliert; *p*, Nervenfaser der Opticusfaserschicht.

in Verbindung. Die Zapfen der Zentralgrube setzen sich aber nur mit dem Büschel einer bipolaren Zelle in Kontakt.

Im Vergleich zu der Endverzweigung der Ganglienzellen (*G*) ist die der bipolaren Zellen sehr klein; infolgedessen müssen selbst die kleinsten Ganglienzellen mit einer relativ beträchtlichen Anzahl von bipolaren Zellen in Berührung treten.

Außer diesen enthält die Netzhaut noch andere Zellen nervöser Natur, welche teils in der inneren Körnerschicht (äußere und innere horizontale Zellen), teils in der inneren plexiformen Schicht (amakrine Zellen, *h*) liegen. Erstere hätten nach Cajal die Aufgabe, bestimmte Gruppen von Stäbchen mit bestimmten anderen Gruppen, die in einer mehr oder weniger bedeutenden Entfernung von diesen liegen, in Beziehung zu bringen. Über die Bedeutung der amakrinen Zellen läßt sich zurzeit nichts Bestimmtes sagen.

Endlich enthält die Netzhaut auch zentrifugale Nervenfasern (*j*).

Welche von diesen Schichten der Netzhaut wird vom Licht primär erregt?

Die Nervenfaserschicht gewiß nicht, denn der Sehnerv ist ebensowenig als andere Nervenstämme durch Licht reizbar. Dies wird vor allem durch folgenden, zuerst von Mariotte (1668) ausgeführten Versuch nachgewiesen.

Wenn man das linke Auge schließt, mit dem rechten das weiße Kreuz (Fig. 84) scharf fixiert und das Buch in einer Entfernung von etwa 25 cm vom Auge hält, so verschwindet der weiße Kreis gänzlich, und der schwarze Grund erscheint ohne Lücke. Es gibt also im Auge einen Fleck, welcher durch das Licht nicht erregbar ist; man nennt ihn den blinden Fleck.

Nun kann man durch Messung der scheinbaren Größe des blinden Fleckes und seines scheinbaren Abstandes von dem Fixationspunkte des Auges zeigen, daß er genau der Eintrittsstelle des Sehnerven entspricht, wo die Masse der Sehnervenfasern, vom schwarzen Pigment unbedeckt, frei gegen die durchsichtigen Medien des Auges gekehrt ist. — Noch direkter geht die Unempfindlichkeit der Sehnervenfasern hervor, wenn man

Figur 84. Zum Mariotte schen Versuch.

mittels eines kleinen Spiegels das Licht von einer kleinen Flamme in das Auge wirft, und zwar so, daß es nur auf die Eintrittsstelle des Sehnerven fällt: das Versuchsindividuum hat dabei keine Lichtempfindung (Donders).

Der blinde Fleck ist so groß, daß in einer Entfernung von 1.7—2 m das Bild des Kopfes eines erwachsenen Menschen auf ihm Platz findet.

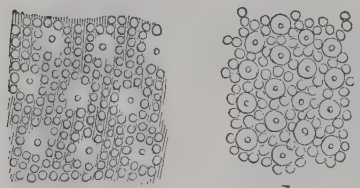
Daß nicht allein die Sehnervenfasern im Stamme der Sehnerven, sondern auch ihre Fortsetzungen, welche über die vordere Fläche der Netzhaut ausstrahlen, gegen Licht unempfindlich sind, kann aus folgendem geschlossen werden. Die Sehnervenfasern liegen, wie der Querschnitt (Fig. 83) zeigt, in mehreren Schichten übereinander. Wenn diese übereinander liegenden Nervenfasern durch Licht erregbar wären, so würde natürlich das Licht, welches eine bestimmte Stelle der Netzhaut trifft, zahlreiche Nervenfasern erregen, und da jede gereizte Nervenfaser ihre besondere Lichtempfindung hervorruft, würden wir hierbei nicht die Empfindung eines einzelnen leuchtenden Punktes, sondern von zahlreichen nebeneinander liegenden bekommen. Da dies nicht der Fall ist, so folgt, daß auch die Sehnervenfasern der Netzhaut nicht durch objektives Licht erregbar sind.

Die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut muß also nach außen von der Nervenfaserschicht, oder genauer nach außen von den Blutgefäßen der Netzhaut liegen, wie dies zuerst Purkinje durch einen berühmten Versuch nachgewiesen hat.

Wenn man mittels einer Sammellinse von geringer Brennweite Licht auf die Sehnenhaut, so weit wie möglich von der Cornea entfernt, konzentriert und gleichzeitig gegen einen gleichmäßig gefärbten, dunklen Hintergrund blickt, so tritt mit einemmal im Gesichtsfeld ein Netz baumförmig verästelter dunkler Gefäße zum Vorschein; dieses Netz ist nichts anderes als das Schattenbild der Gefäße der Netzhaut.

Der Gefäßbaum (die Aderfigur) erscheint leichter, wenn die Beleuchtungslinse hin und her bewegt wird; er kann auch dadurch wahrgenommen werden, daß man auf einen dunklen Hintergrund blickt und unterhalb oder seitlich vom Auge eine brennende Kerze hin und her bewegt.

Da das Schattenbild der Netzhautgefäße wahrgenommen werden kann, so folgt daraus, daß die Gefäße der Netzhaut vor deren lichtempfindlicher Schicht verlaufen. Durch genaue Messungen hat H. Müller endlich gezeigt, daß die Entfernung zwischen den Gefäßen und der lichtempfindlichen Schicht 0.17—0.33 mm betragen muß. Die anatomischen Messungen haben ihrerseits für die Entfernung zwischen den Gefäßen und den Stäbchen und Zapfen etwa 0.2—0.3 mm ergeben. Hieraus folgt mit der größten Wahrscheinlichkeit, daß die letzteren Gebilde, die Stäbchen und Zapfen, gerade die lichtempfindlichen Teile der Netzhaut darstellen.



Figur 85. Ansicht der Außenfläche der Netzhaut des Menschen, nach Max Schultze. *a*, Anordnung der Stäbchen (einfache kleine Kreise) und Zapfen (Doppelkreise) in den meisten Teilen der Netzhaut. *b*, Anordnung in der Umgebung der Macula centr.

Warum tritt die Aderfigur nicht unter gewöhnlichen Umständen auf? Da das Gesichtsfeld immer von mehr oder weniger hellen Objekten gefüllt ist, muß die Pupille als eine leuchtende Scheibe betrachtet werden. Die Äste der Vena centralis retinae sind nur etwa 0,038 mm dick: bei einem Pupillendurchmesser von 4 mm wird der Kernschatten dieser Äste nur 0.17 mm lang sein und kann also die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut nicht erreichen. Der dabei entstehende Halbschatten bleibt immer an einem und demselben Orte, und die Gewöhnung an denselben macht, daß er nicht wahrgenommen wird. Bei der Wahrnehmung der Aderfigur in Purkinjes Versuch fällt dagegen der Schatten auf eine ungewöhnliche Stelle, die belichtete Stelle des Auges hat einen geringeren Durchmesser als die Pupille, was alles zum Hervortreten der Aderfigur beitragen muß. Wenn die Lichtquelle nicht bewegt wird, verschwindet die Aderfigur binnen kurzem, um bei Bewegung der Lichtquelle wieder zu erscheinen, da auch sonst bewegte Objekte, die sich sukzessiv auf verschiedenen Stellen der Netzhaut abbilden, leichter als ruhende wahrgenommen werden.

Dafür, daß die Zapfen- und Stäbchenschicht die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut darstellt, spricht auch der Umstand, daß sich die Netzhautschichten gegen die Zentralgrube hin allmählich verdünnen, so daß im Zentrum der Fovea eigentlich nur noch die Zapfenzellen vorhanden sind; diese stehen mit den übrigen nervösen Schichten der Netzhaut durch schräg verlaufende Zwischenglieder in Verbindung.

Wenn die Netzhaut von außen betrachtet wird, stellen die Stäbchen und Zapfen eine mosaikartige Oberfläche dar (Fig. 85). Auch dies zeigt, daß die Stäbchen und Zapfen die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut

sind. Jedes durch das Auge wahrgenommene Objekt wird also nach der Lichtbrechung gewissermaßen in ein verkleinertes Mosaikbild verwandelt (vgl. II, S. 186).

c. Gesichtswinkel und Sehschärfe.

Wenn das Auge für den Abstand eines leuchtenden Punktes nicht eingestellt ist, so wird das von diesem Punkt ausgehende Licht vor oder hinter der Netzhaut zusammengebrochen, und auf der Netzhaut entsteht eine beleuchtete Kreisfläche (Zerstreuungskreis), deren Größe ceteris paribus davon abhängt, wo die Strahlen vereinigt werden: geschieht dies ganz nahe der Netzhaut, vor oder hinter derselben, so ist der Zerstreuungskreis klein, je weiter von der Netzhaut der Brennpunkt der betreffenden Strahlen liegt, um so größer ist natürlich der Zerstreuungskreis.

Alle Strahlen, die außerhalb des Auges auf die durch die Hornhaut gesehene Pupille hinzielen, gehen nach der Brechung in der Hornhaut durch die wirkliche Pupille und verlaufen im Glaskörper so, als kämen sie von dem Bilde der Pupille her, welches die Linse nach hinten zu entwirft. Die Größe der Pupille ist also, unter sonst gleichen Umständen, für die Größe der Zerstreuungskreise maßgebend.

Wie wir schon gesehen haben, kann die Lage des Netzhautbildes eines leuchtenden Punktes im schematischen Auge dadurch bestimmt werden, daß man vom Objektpunkt eine Gerade nach dem ersten Knotenpunkt und eine mit dieser parallelgehende Gerade vom zweiten Knotenpunkt nach der Netzhaut zieht. Im reduzierten Auge fallen die beiden Knotenpunkte zusammen, und das Netzhautbild des leuchtenden Punktes liegt da, wo eine durch den Knotenpunkt gezogene Linie die Netzhaut trifft. Man bezeichnet diese Linien, durch welche der Ort des Bildes auf der Netzhaut bestimmt werden kann, als Richtungslinien.

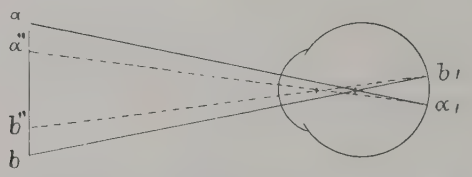
Diejenige Richtungslinie, welche die Mitte eines äußeren Objekts mit dem Zentrum der Zentralgrube der Netzhaut verbindet, heißt die Gesichtslinie.

Die Richtungslinien erlauben uns, die Größe des von dem Auge entworfenen Bildes eines äußeren Objektes zu bestimmen: zu diesem Zweck braucht man nur die den beiden Endpunkten des Objekts entsprechenden Richtungslinien zu ziehen. Durch eine solche Konstruktion können wir auch die Entfernung der Netzhautbilder von zwei gerade unterscheidbaren leuchtenden Punkten approximativ berechnen und also ein Maß für die Feinheit der Lokalisation unserer Netzhaut erhalten. Aus mehreren Gründen wird indes nicht dieses lineare Maß, sondern der Winkel benutzt, welchen die betreffenden Richtungslinien im ersten oder zweiten Knotenpunkt miteinander bilden. Man bezeichnet diesen Winkel als Gesichtswinkel.

Ich habe hier, wie dies im allgemeinen der Fall ist, den Begriff des Gesichtswinkels absichtlich vereinfacht. Eigentlich wird der Gesichtswinkel durch die Kreuzung der Visierlinien gebildet.

Angenommen, wir haben zwei ungleich entfernte Punkte *m* und *n*. Es sei das Auge für *m* eingestellt, dann entsteht auf der Netzhaut ein Zerstreuungskreis von *n*. Beim Visieren stellen wir das Auge so, daß das Bild von *m* gerade in die Mitte des Zerstreuungskreises von *n* fällt. Die beiden Punkte liegen nun in einer geraden Linie, welche durch das Zentrum des von der Hornhaut entworfenen Bildes der Pupille geht. Man bezeichnet diese Linie als Visierlinie.

Der Winkel, den die nach den Endpunkten eines Objektes gezogenen Visierlinien einschließen, stellt den wahren Gesichtswinkel dar, unter welchem das Objekt gesehen wird (Fig. 86). Wenn nämlich zwei in verschiedener Entfernung vom Auge befindliche Objekte unter gleichem Gesichtswinkel gesehen werden, so fallen die Netzhautbilder der beiden Endpunkte des einen Objektes genau in die Mitte der den Endpunkten des zweiten Objekts entsprechenden Zerstreuungskreise. Die Richtung, in welcher wir unsere Gesichtsempfindungen nach außen verlegen, wird also nicht durch die Richtungslinien, sondern durch die Visierlinien bestimmt. — Für sehr weit entfernte Objekte wird die Größe des Gesichtswinkels, wie er oben definiert wurde, nicht merklich verändert; für naheliegende ist der Unterschied schon nachweisbar.



Figur 86. Winkel der Richtungslinien (die ausgezogenen Linien) und der Visierlinien (die unterbrochenen Linien). Etwas übertrieben gezeichnet.

Nach einer alten Angabe von Hooke erscheinen zwei Sterne, deren scheinbare Entfernung weniger als 30 Sekunden beträgt, stets wie ein Stern, und von Hunderten kann kaum einer die beiden Sterne unterscheiden, wenn ihre scheinbare Entfernung weniger als 60 Sekunden beträgt. Spätere Forscher haben Werte erhalten, welche dementsprechend sich im allgemeinen zwischen 50 und 90 Sekunden bewegen.

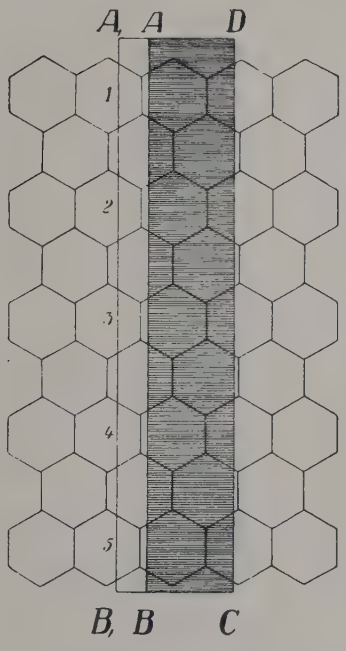
Claude du Bois-Reymond suchte zu ermitteln, wie viele gleichmäßig verteilte Lichtpunkte (quincunzial geordnet) auf einer bestimmten Netzhautfläche distinkt unterschieden werden könnten. Dies war der Fall, wenn die Anzahl der Punkte pro Quadratmillimeter Fläche der Netzhautgrube durchschnittlich 7400 betrug. Bei der doppelten Anzahl (14000) flossen die Punkte zu einem diffusen Helligkeitseindruck zusammen.

In Gullstrands schematischem Auge entspricht auf der Netzhaut ein Gesichtswinkel von 60 Sekunden einem Abstand von 0.00485 mm. Nach den histologischen Messungen beträgt die Dicke der Zapfen in der Mac. centralis 0.0054—0.0045 mm (Kölliker) bis 0.0036—0.0020—0.0015. Zählungen der Anzahl der Zapfen in der Netzhautgrube, welche von Salzer ausgeführt wurden, ergaben an Augen totgeborener Kinder 13200 bis 13800 Zapfen für das Quadratmillimeter.

Die Grenze der Unterscheidungsfähigkeit zweier Punkte scheint also von dem Querschnitt der Zapfen in der Netzhautgrube abhängig zu sein: um gesondert aufgefaßt werden zu können, müssen sie auf Zapfen fallen, welche durch mindestens einen ruhenden Zapfen getrennt sind.

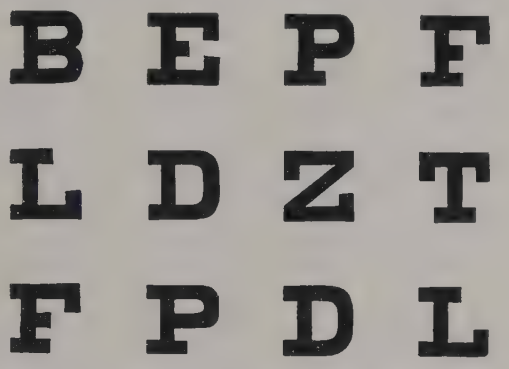
Bei bewegtem Gegenstande können Lageveränderungen noch wahrgenommen werden, wenn die Verschiebung des Netzhautbildes nur einem Gesichtswinkel von etwa 20 Sekunden entspricht; man kann also eine Bewegung zwischen zwei Punkten wahrnehmen, welche an der gleichen Stelle der Netzhaut nicht mehr als getrennt unterschieden werden können. Im Dunkeln, d. h. beim Ausschluß aller Vergleichsgegenstände ist die Empfindlichkeit für Bewegungen etwa viermal kleiner (Basler).

Diese Erscheinung dürfte in folgender Weise erklärt werden können. Denken wir uns die Netzhaut durch eine große Zahl von Sechsecken, deren jedes einem Sehelement entspricht, dargestellt, so wird ein zunächst ruhig gedachter Streifen (Fig. 87) sich auf der Netzhaut wie das schraffierte Rechteck $ABCD$ abbilden. Wird nun der Streifen um ein geringes bewegt, so verschiebt sich die Linie AB nach $A'B'$. Die Folge dieser Verschiebung ist, daß jetzt eine Reihe ganz neuer Sehelemente (*1*, *2*, *3*, *4*, *5*), die früher in Ruhe waren, erregt wird.



Figur 87. Schema nach Hering.

Als konventionelles Maß für die Unterscheidungsfähigkeit des Auges oder,



Figur 88. Probebuchstaben für die Bestimmung der Sehschärfe, nach Snellen.

wie sie gewöhnlich bezeichnet wird, die Sehschärfe, benutzt man das Vermögen, Buchstaben oder ähnliche Figuren unter einem Gesichtswinkel von 5 Minuten zu erkennen, wenn die Probeobjekte so konstruiert sind, daß dann die charakteristischen Einzelheiten unter einem Gesichtswinkel von 1 Minute gesehen werden (vgl. Fig. 88).

Wenn die Buchstaben unter einem geringeren Sehwinkel als 5 Minuten erkannt werden können, hat das Auge eine übernormale Sehschärfe. Dies trifft bei Individuen unter 20—22 Jahren sehr oft ein. Bei subnormaler Sehschärfe erkennt das Auge die Buchstaben erst bei einem größeren Gesichtswinkel als 5 Minuten.

Übrigens ist zu bemerken, daß die Sehschärfe von der Intensität der Beleuchtung in hohem Grade abhängig ist. Nach Koenig nimmt sie bei den geringsten Lichtstärken langsam zu und zeigt dann von einer gewissen Intensität an einen viel schnelleren Zuwachs, der anhält, bis die Sehschärfe ihr Maximum erreicht. — Je komplizierter der Umriß des Netzhautbildes ist, desto größer müssen im allgemeinen ihre zur Erkennung desselben nötige Helligkeit oder ihre Dimensionen sein (Exner).

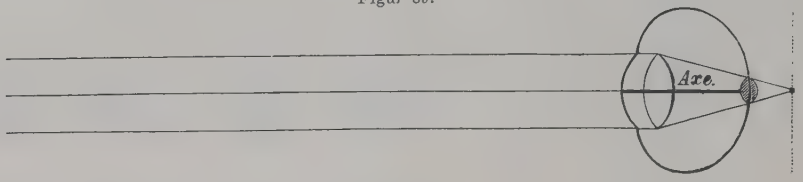
Sowohl aus rein optischen (vgl. unten S. 224), wie auch aus physiologischen Gründen (vgl. II, S. 203), ist die Sehschärfe in den peripheren Teilen der Netzhaut viel geringer als in den zentralen und wird um so geringer, je weiter peripher das Objekt abgebildet wird.

§ 4. Die statische Refraktion des Auges.

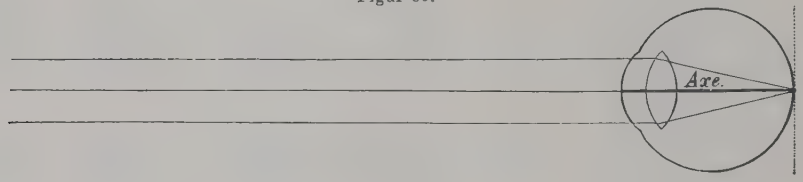
Die Gesetze der Lichtbrechung in einem optischen System ergeben, daß für jede Veränderung des Ortes des Objekts sich der Ort des Bildes verändert. Will man daher das durch eine konvexe Linse erzeugte Bild auf einem Schirm auffangen, so muß man für jede Ortsveränderung des Objekts den Ort des Schirms verändern.

Man kann aber den Schirm unverrückt lassen, wenn man bei der Annäherung des Objekts eine entsprechend stärkere Linse nimmt, d. h. die Lichtbrechung im System erhöht. Dies ist im Auge realisiert. Durch die

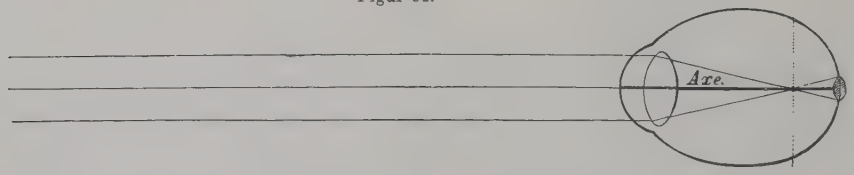
Figur 89.



Figur 90.



Figur 91.



Die statische Refraktion des Auges, Schema nach Cohn. Figur 89: Hypermetropisches Auge. Figur 90: Emmetropisches Auge. Figur 91: Myopisches Auge.

Akkommodation (siehe § 7) kann das Auge ein scharfes Bild des Objekts auf der Netzhaut entwerfen, auch wenn dieses seinen Ort innerhalb weiter Grenzen verändert.

Die Akkommodation erhöht die Lichtbrechung im Auge; bei Akkommodationsruhe hat die Lichtbrechung ihr Minimum.

Ein optisches System ist vor allem durch sein Verhalten zu parallelen Strahlen charakterisiert; beim akkommodationslosen Auge können wir in dieser Hinsicht von vornherein drei Typen aufstellen, je nachdem der Vereinigungspunkt paralleler Strahlen auf der Netzhaut oder vor derselben oder hinter derselben liegt (Donders).

Unter diesen verschiedenen Arten ist die erste als normal zu betrachten und wird daher auch als emmetropisch bezeichnet (Fig. 90).

Augen von der zweiten Art, wo der Brennpunkt paralleler Strahlen vor die Netzhaut fällt, heißen myopisch, kurzsichtig, weil sie nur solche Lichtstrahlen, welche von einem in endlicher Entfernung vor dem Auge liegenden Punkt ausgehen, zu einem Punkt auf der Netzhaut zu vereinigen vermögen (Fig. 91).

Augen von der dritten Art, wo der Brennpunkt hinter die Netzhaut fällt, heißen hypermetropisch, übersichtig (Fig. 89). Damit ein solches Auge einfallende Strahlen zu einem Punkt auf der Netzhaut zu vereinigen vermag, müssen die Strahlen schon konvergierend in das Auge fallen. Da nun in der Natur konvergierende Strahlen niemals vorkommen, ist es selbstklar, daß ein hypermetropisches Auge, wenn es keine Brille benutzt, nur durch Akkommodation es so weit bringen kann, daß es parallele oder divergente Strahlen auf die Netzhaut zusammenbrechen kann, kurz das hypermetropische Auge muß, um ohne Brille sehen zu können, immer akkommodieren.

Unter den drei Arten von Augen ist das emmetropische Auge ohne jeden Zweifel das für seine Aufgabe am besten ausgerüstete, denn da Strahlen, welche von einem jenseit der 5 m liegenden Punkte ausgehen, in bezug auf die Lichtbrechung im Auge als fast parallel aufgefaßt werden können, kann das akkommodationslose emmetropische Auge ein deutliches Bild von allen jenseit der 5 m liegenden Objekten entwerfen. Das hypermetropische Auge kann sich durch die Akkommodation für weit entfernte, wie auch für nahe liegende Objekte einstellen. Das myopische Auge hat dagegen keine Möglichkeit, sich für entfernte Objekte einzustellen, und muß von diesem Gesichtspunkte aus mindestens als das am wenigsten leistungsfähige aufgefaßt werden.

Das Auge des Neugeborenen ist in der Regel hypermetropisch. Unter 100 Neugeborenen fand Horstmann 88 Hypermetropen, und spätere Untersucher haben dieses Resultat im großen und ganzen nur bestätigt. Im weiteren Verlauf des Lebens geht indes die Hypermetropie in der Mehrzahl der Fälle in Emmetropie über, und zwar begegnet man bei Kindern im 6.—7. Jahre etwa 75 Proz. Emmetropen. Diese Emmetropie dürfte jedoch nicht selten nur eine scheinbare sein; wenigstens fanden Falkenberg und Straub bei Untersuchungen an Rekruten, daß sich das emmetropische Auge nach Erlahmung der Akkommodation durch Atropin in vielen Fällen als leicht hypermetropisch erwies. — Im ersten Kindesalter ist die Myopie nur selten; sie nimmt aber an Frequenz immer weiter zu und erreicht besonders in den höheren Klassen der Gymnasien eine sehr große Verbreitung. Die Erörterung der hierbei tätigen Faktoren gehört in das Gebiet der Augenheilkunde.

Als Fernpunkt des Auges bezeichnet man denjenigen Punkt, von welchem aus Lichtstrahlen mit der geringsten Divergenz ausgehen, die von dem akkommodationslosen Auge noch bewältigt werden kann.

Beim emmetropischen Auge liegt der Fernpunkt natürlich in unendlicher Entfernung.

Der Fernpunkt des myopischen Auges liegt in einer endlichen Entfernung vor dem Auge.

Der Fernpunkt des hypermetropischen Auges liegt hinter dem Auge. Er stellt den Konvergenzpunkt derjenigen Strahlen dar, welche nach der Brechung im akkommodationslosen Auge auf der Netzhaut vereinigt werden.

Wir können daher auch sagen, daß das myopische Auge mit Hinsicht auf seinen Bau eine zu starke und das hypermetropische Auge eine zu schwache Lichtbrechung hat.

Durch zweckmäßig gewählte Brillen können sowohl das myopische als das hypermetropische Auge dazu gebracht werden, daß sie parallele Strahlen auf der Netzhaut vereinigen. Stellt man vor ein myopisches Auge eine Zerstreuungslinse, welche den parallelen Strahlen dieselbe Richtung gibt, wie wenn sie von seinem Fernpunkte kämen, so ist es deutlich, daß jetzt die Kombination Linse + Auge in bezug auf parallele Strahlen ganz dasselbe wie ein emmetropisches Auge leistet.

Wenn wir vor ein hypermetropisches Auge eine Sammellinse hinstellen, welche parallele Strahlen in dessen Fernpunkt vereinigt, so muß die Kombination Linse + Auge auch hier einem emmetropischen Auge gleichzusetzen sein.

Als Grad der Myopie oder Hypermetropie bezeichnet man die brechende Kraft derjenigen Linse, welche notwendig ist, um das Auge emmetropisch zu machen. Wie ohne weiteres ersichtlich, fällt der Brennpunkt dieser Linse mit dem Fernpunkt des Auges zusammen, und der Grad der Myopie oder Hypermetropie wird also durch den reziproken Wert des Fernpunktabstandes vom Auge ausgedrückt.

Diese Korrektionslinse bezeichnet auch die statische Refraktion des Auges.

Um die statische Refraktion des Auges zu bestimmen, hat Donders eine Methode angegeben, nach welcher zu gleicher Zeit auch die Sehschärfe bestimmt wird. Das zu untersuchende Auge hat ein Probeobjekt zu erkennen, dessen Dimensionen so gering sind, daß eine Wahrnehmung desselben nur bei einem vollkommen scharfen Netzhautbild möglich ist. Dieses Objekt wird in einer solchen Entfernung aufgestellt, daß die von jedem Punkte desselben ausgehenden Strahlen als parallel aufgefaßt werden können. Als Probeobjekt benutzt man die Snellensche Tabelle in 5 m Entfernung (vgl. II, S. 211).

Weil allein das hypermetropische Auge konvergente Strahlen zu einem Bilde auf der Netzhaut vereinigen kann, beginnt man die Untersuchung mit einer schwachen konvexen Linse: liest der Patient nun ebensogut oder besser als vorher, so ist er hypermetrop; wird das Lesen erschwert, so ist er myop oder emmetrop. In diesem Falle prüft man eine konkave Linse: wird das Lesen jetzt erleichtert, so ist der Patient myop, wenn nicht, ist er emmetrop.

Bei der Hypermetropie geht man allmählich zu immer stärkeren konvexen Linsen über: die stärkste Linse, mit welcher der Patient noch deutlich zu lesen vermag, stellt den Grad der Hypermetropie dar, denn jetzt hat der Patient seine Akkommodation, soweit es ihm möglich ist, erschlafft. Es sei die Brennweite dieser Linse f cm; die Linse liegt aber nicht dicht an dem Auge, sondern befindet sich in einem Abstand von x cm vor ihm. Die Brennweite einer dicht ans Auge gestellten Linse, welche denselben Effekt hätte, ist daher $f - x$ cm und die Stärke der Linse, d. h. der Grad der Hypermetropie $1 / (f - x)$.

Wenn es sich um einen Myopen handelt, muß man sich hüten, daß man nicht zu starke Linsen findet, denn wenn die Myopie durch eine zu starke Linse überkorrigiert wird, so kann das Auge dennoch, unter Zuhilfenahme der Akkommodation, von dem entfernten Gegenstand ein deutliches Bild auf der Netzhaut entwerfen. Man muß daher bei der schwächsten konkaven Linse, mit welcher das Auge das entfernte Objekt wahrnimmt, stehen bleiben. Es sei die Brennweite dieser Linse $= -f$; die Entfernung der Linse vom Auge sei x; dann ist die Brennweite einer dicht ans Auge

gestellten Linse von derselben Wirkung $-(f+x)$ und also der Grad der Myopie $-1/(f+x)$.

Eine Untersuchung der statischen Refraktion, welche eine Verordnung von Brillen bezweckt, hat noch verschiedene Vorsichtsmaßregeln zu berücksichtigen, auf welche jedoch hier nicht eingegangen werden kann.

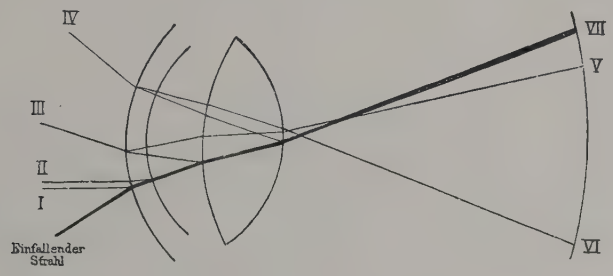
Um die statische Refraktion des Auges zu bestimmen, besitzt man noch zwei objektive Methoden, nämlich die Ophthalmoskopie und die Skiaskopie. Jene werden wir in § 8 (II, S. 240) besprechen; diese kann dagegen hier nur erwähnt werden.

§ 5. Prüfung des Auges als optisches Instrument.

Bei der bisherigen Darstellung haben wir vorausgesetzt, daß die Augenmedien vollständig durchsichtig sind, daß die Krümmung der brechenden Flächen genau sphärisch ist, daß die Krümmungsmittelpunkte der brechenden Medien alle in einer geraden Linie liegen usw. Dies ist jedoch streng genommen nicht der Fall, sondern das Auge bietet in optischer Hinsicht mehrere Fehler dar, welche allerdings in der Mehrzahl der Fälle keinen wesentlichen Einfluß ausüben, während andere unter Umständen die Leistungsfähigkeit in einem sehr hohen Grade beeinträchtigen.

a. Die Menge des zur Netzhaut gelangenden Lichtes.

In jedem optischen System geht eine Menge des einfallenden Lichtes durch Reflexion an den brechenden Oberflächen verloren (verlorenes Licht).



Figur 92. Nach Tscherning.

Wenn das System aus mehreren Flächen zusammengesetzt ist, kann das Licht durch wiederholte Reflexion als aberranter Strahl das System durchlaufen und an der Seite des eigentlichen Bildes ein Doppelbild erzeugen (schädliches Licht).

Daß dasselbe auch im Auge der Fall sein muß, ist selbstverständlich, obgleich die Menge sowohl des verlorenen als des schädlichen Lichtes merkwürdig gering ist.

Figur 92 stellt nach Tscherning den Verlauf der reflektierten Strahlen dar, deren Intensität nicht unterhalb der Grenze des Sichtbaren liegt.

Man sieht, daß der einfallende Strahl sich allmählich in 7 Strahlen auflöst, von denen 4 das Auge wieder verlassen und nur 3 die Netzhaut erreichen. Diesen 7 Strahlen entsprechend haben wir im menschlichen Auge 7 Bilder, nämlich:

1. Vier Bilder, welche von den verlorenen Strahlen (I, II, III, IV) gebildet und als Purkinjesche Bilder bezeichnet werden. Sie sind das Resultat der Reflexionen, welche an den beiden Grenzflächen der Hornhaut und an den beiden der Linse stattfinden.

2. Zwei Bilder, welche von den schädlichen Strahlen V und VI herstammen. Das eine (V) wird aus Strahlen gebildet, die zuerst von der vorderen Fläche der Linse und darauf von der Konkavität der Vorderfläche der Hornhaut reflektiert worden sind; das andere Bild (VI) geht in gleicher Weise aus Strahlen hervor, welche zuerst eine Reflexion an der hinteren Fläche der Linse und dann an der vorderen Fläche der Hornhaut erlitten haben.

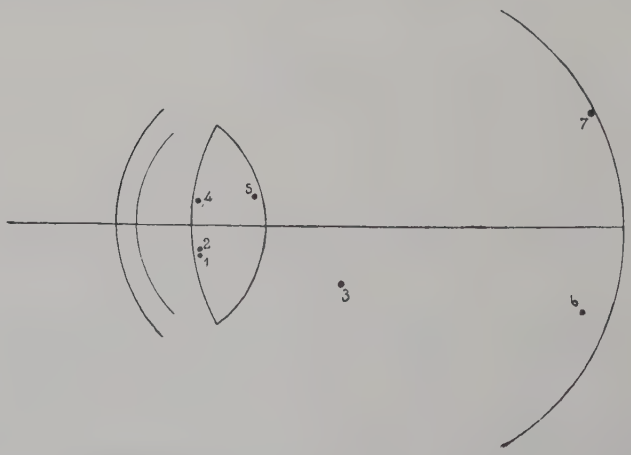
3. Das eigentliche oder nützliche Bild (VII):

Wenn die Intensität des einfallenden Strahles gleich 100000 gesetzt wird, so ist nach der Berechnung von Tscherning die Intensität der betreffenden Bilder wie folgt:

Erstes Bild	2515	
Zweites Bild	22	
Drittes Bild	49	
Viertes Bild	49	Verlorenes Licht im ganzen 2635
Fünftes Bild	1	
Sechstes Bild	1	Schädliches Licht im ganzen 2
Siebentes Bild (nützliches Licht) .	97363	

Zu diesen Bildern kommen noch Spiegelbilder an der Grenze zwischen Kortikalschicht und Kern der Linse hinzu. Sie werden bei Individuen von 20 Jahren und darüber beobachtet, wo sich in der Linse eine sprungweise Diskontinuität zwischen Corticalis und Kern entwickelt (Hess; vgl. II, S. 200).

Aus diesen Zahlen geht hervor, daß das Auge, soweit es die Verwertung des Lichtes betrifft, allen dioptrischen Instrumenten und selbst einer



Figur 93. Die Lage der im Auge entstehenden optischen Bilder, nach Tscherning.

einfachen Linse überlegen ist, indem nur etwas mehr als 2.6 Proz. des einfallenden Lichtes verloren gehen und das schädliche Licht ebenfalls auf ein Minimum reduziert ist.

Figur 93 zeigt die Lage dieser sieben Bilder im menschlichen Auge und zwar von einem Objekte, welches sich in der Unendlichkeit 20° nach unten von der Augenachse entfernt befindet.

Unter diesen Bildern haben die vier ersten, die sogen. Purkinjeschen Bilder, eine sehr große Bedeutung, denn durch Messung derselben hat man am lebenden Auge die Krümmungshalbmesser der brechenden Flächen des Auges bestimmen können.

Das V. Bild ist noch nie mit Sicherheit beobachtet worden; es könnte übrigens keine größere Bedeutung haben sowohl wegen seiner geringen Lichtstärke, als auch weil es sehr weit nach vorne liegt (vgl. Fig. 93) und also nur die von ihm ausgehenden divergenten Strahlen die Netzhaut treffen. Das VI. Bild könnte wegen seiner Nähe an der Netzhaut leicht eine Störung verursachen, wäre es nicht so lichtschwach, daß es nur durch besonders darauf gerichtete Versuche wahrgenommen werden kann.

b. Die Durchsichtigkeit der Augenmedien.

Angesichts des komplizierten Baues der Hornhaut und der Linse können die Augenmedien nicht vollkommen durchsichtig sein. Wenn man mittels einer Sammellinse einen starken Lichtkegel ins Auge wirft, so wird der beleuchtete Teil der Hornhaut und der Linse sofort sichtbar, d. h. diese Gebilde entsenden von jedem Punkte unregelmäßig zerstreutes Licht. Dieses diffuse Licht erregt die Netzhaut und bildet einen Lichtnebel, aus welchem die durch regelmäßige Brechung im Auge entstehenden Bilder hervortreten.

Zu diesem Lichtnebel trägt außerdem noch das durch die Regenbogenhaut und die Sclera eindringende Licht sowie das Licht bei, das von der Netzhaut selbst zerstreut reflektiert wird.

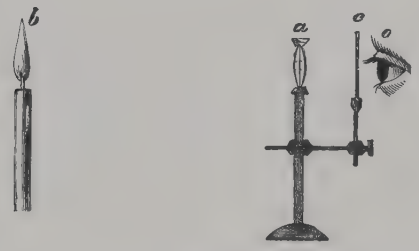
Im allgemeinen wirkt dieser Lichtnebel nicht störend, und wir haben von demselben keine Kenntnis. Wenn wir aber des Abends den Blick nach einer dunklen Ecke richten, macht sich dessen Einfluß deutlich geltend, wie daraus hervorgeht, daß die vorhandenen Lichtdifferenzen viel deutlicher als vorher hervortreten, wenn das Lampenlicht abgeblendet wird. Ein anderes Beispiel von der Einwirkung des diffusen Lichtnebels liegt darin, daß die Sehschärfe wesentlich abnimmt, wenn bei schwacher Beleuchtung eines fixierten Gegenstandes Licht von irgendeiner anderen Stelle ins Auge gelangt.

Es finden sich im Auge noch größere Trübungen, welche unter Umständen ziemlich bedeutende Störungen hervorrufen, besonders wenn sie im hinteren Teil des Glaskörpers liegen. Man nennt die Wahrnehmungen solcher im Auge selbst befindlichen Gegenstände entoptische.

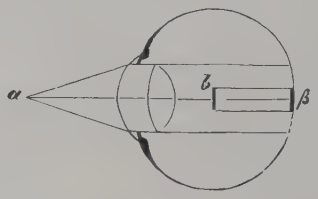
Unter gewöhnlichen Umständen werden diese kleinen dunklen Körper nicht bemerkt; der Grund davon ist der, daß durch jeden Teil der Pupille meist gleichmäßig Licht eindringt und somit für die Beleuchtung der hinteren Teile des Auges die ganze Pupille gleichsam die leuchtende Fläche bildet. Wenn Licht von einer sehr breiten Fläche ausgeht, werfen nur breite Gegenstände oder solche Gegenstände, welche der den Schatten auffangenden Fläche sehr nahe sind, einen sichtbaren Schatten.

Um die entoptischen Erscheinungen zu beobachten, empfiehlt sich die folgende Methode (Helmholtz; vgl. Fig. 94). Eine Sammellinse von großer Apertur und kleiner Brennweite a wird vor dem Auge aufgestellt; vor ihr in einiger Entfernung eine Lichtflamme b, von der die Linse in ihrem Brennpunkt ein verkleinertes Bild entwirft. Dann stellt man hier einen undurchsichtigen Schirm c mit kleiner Öffnung so auf, daß das Bild der Flamme auf diese Öffnung fällt. Durch die Öffnung dringt dann ein breiter Kegel divergierender Strahlen. Ein Auge o, welches der Öffnung sehr genähert wird, erblickt durch sie hindurch die breite, gleichmäßig erleuchtete Fläche der Linse, auf welcher sich nun mit großer Deutlichkeit die entoptisch wahrzunehmenden Gegenstände darstellen. Wenn der leuchtende Punkt im vorderen Brennpunkte des Auges liegt, werden die von demselben ausgehenden Strahlen im Glaskörper parallel, und von einem im Glaskörper befindlichen dunklen Körperchen b (Fig. 95) wird auf der Netzhaut ein Schatten β von gleicher Größe entworfen. Liegt der leuchtende Punkt näher dem Auge oder weiter von ihm, so werden die Strahlen divergent, bzw. konvergent, und das Schattenbild wird im ersten Fall größer, im zweiten kleiner als das schattenwerfende Körperchen.

Der Schatten auf der Netzhaut ist ebenso gerichtet wie der schattenwerfende Körper; da aber das, was auf der Netzhaut oben ist, im Gesichtsfeld unten erscheint, so erscheinen die entoptisch gesehenen Gegenstände stets verkehrt.



Figur 94.



Figur 95.

Figur 94. Versuchsanordnung, um die entoptischen Erscheinungen wahrzunehmen, nach Helmholtz. — Figur 95. Nach Helmholtz.

Entoptisch können wahrgenommen werden, von der Hornhaut: Streifen, wolkighelle oder lichtere Stellen, tropfenähnliche Kreise mit heller Mitte, die alle von Flüssigkeiten herrühren, welche die Hornhaut überziehen; die kraus gewordene Vorderfläche der Hornhaut, nachdem man eine Zeitlang das geschlossene Auge mit den Fingern gerieben hat. Von der Linse: Perlflecken, dunkle Flecken, helle Streifen, meist einen unregelmäßigen Stern mit wenig Ausläufern in der Mitte des Gesichtsfeldes darstellend; dunkle radiale Linien, welche wohl Andeutungen des strahligen Baues der Linse sind. Von dem Glaskörper: bewegliche Gebilde, die sogen. fliegenden Mücken, welche teils als Perlschnüre, teils als vereinzelte oder zusammengruppierte Kreise mit hellem Zentrum, teils als Gruppen sehr feiner Kügelchen, teils als blasse Streifen, ähnlich den Falten einer sehr durchsichtigen Membran erscheinen. Da viele von diesen sich sehr nahe der Netzhaut befinden und also der von ihnen geworfene Schatten die Netzhaut trifft, sieht man sie oft ohne weitere Hilfsmittel, indem man nach einer breiten, gleichmäßig erleuchteten Fläche, z. B. dem hellen Himmel, blickt (Helmholtz). Auch die Bewegungen der roten Blutkörperchen in den, der lichtperzipierenden Schicht der Netzhaut am nächsten liegenden Gefäßen lassen sich entoptisch wahrnehmen.

Zu den entoptischen Wahrnehmungen gehört endlich auch die schon studierte Aderfigur (II, S. 208).

c. Die Zentrierung des Auges.

In einem zentrierten optischen Systeme müssen alle Krümmungsmittelpunkte in der optischen Achse des Systems liegen. Dies ist beim Auge nicht vollständig der Fall.

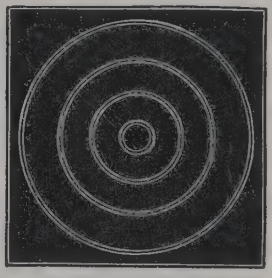
Nach den Messungen von Beach ist die exzentrische Abweichung des Linsenmittelpunktes von der Gesichtslinie indessen nur unbedeutend und beträgt für den horizontalen Meridian durchschnittlich nur 0.086 mm.

Die Linsenachse fällt nicht mit der Hornhautachse zusammen, sondern schneidet die Hornhaut temporalwärts von ihrem Scheitel; der Winkel beträgt hier durchschnittlich 1.4°. Die Linse ist also gegen die Hornhautachse schief gestellt, als ob sie um eine vertikale Achse temporalwärts gedreht worden wäre.

Im vertikalen Meridian bildet die Hornhautachse mit der Linsenachse einen Winkel von 1.3° nach unten; auch in diesem Meridian ist also die Linse schief gestellt, und zwar so, als ob sie um eine horizontale Achse mit dem oberen Teil nach vorn gedreht worden wäre (Tscherning).

d. Die Form der brechenden Flächen.

Die Form der Hornhaut ist am genauesten von Gullstrand untersucht, welcher dabei folgende Methode benutzt hat. Eine Scheibe mit konzentrischen Kreisen (Placidos Keratoskop, Fig. 96) spiegelt sich in dem Auge; das Spiegelbild wird durch Momentphotographie aufgenommen, und dann werden die Entfernungen der verschiedenen Kreise in verschiedenen Meridianen gemessen. Da die entsprechenden Entfernungen am Objekt sowie der Abstand dieses von der Hornhaut bekannt sind, läßt sich daraus der Krümmungshalbmesser in den verschiedenen Hornhautelementen berechnen.

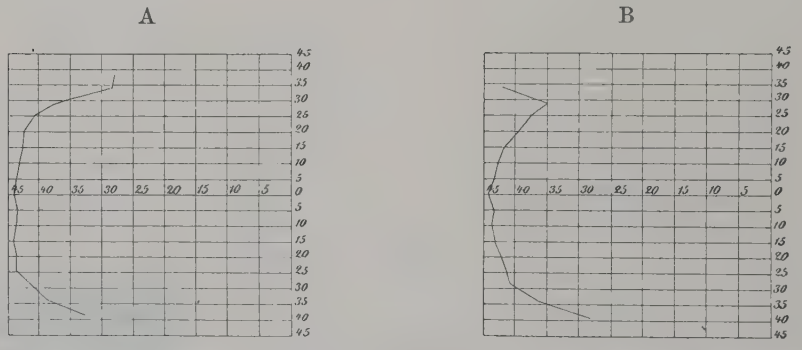


Figur 96.
Placidos Keratoskop.

In der Figur 97 A und B sind die solcherart für den horizontalen und vertikalen Meridian der Hornhaut gewonnenen Resultate graphisch dargestellt. In diesen bezeichnen die Zahlen rechts die Winkel, welche die Normale im Zentrum des gemessenen Flächenelementes mit der Gesichtslinie bildet, die in der Mitte der Figur stehenden Zahlen die entsprechenden Refraktionswerte in Dioptrien. Wie aus den Kurven ersichtlich ist, hat die Hornhaut keine gleichmäßige Krümmung, sondern zeigt eine Abflachung gegen die Peripherie hin. Die kleinen Unebenheiten, welche in den Figuren vorkommen, rühren von der auf der Hornhaut unregelmäßig verteilten Tränenflüssigkeit her.

Wenn man von diesen Unebenheiten der Kurven absieht, findet man sogleich, daß die mittlere Partie der Hornhaut, welche der Pupille entspricht und also allein für das Sehen in Betracht kommt (die optische Zone),

einen verhältnismäßig wenig markanten Wechsel der Krümmung aufzuweisen hat, während in den peripheren Teilen eine rapid zunehmende Abflachung stattfindet. Weiter sehen wir, daß diese Zone weder im horizontalen, noch im vertikalen Meridian auf die Gesichtslinie zentriert, sondern sowohl mehr nach außen als auch mehr nach unten gelegen ist. Ein näherer Vergleich der beiden Schenkel der Kurven zeigt noch, daß weder für den horizontalen, noch für den vertikalen Meridian der Hornhaut eine Symmetrieachse zu finden ist, sowie daß die optische Zone eine größere Ausstreckung im horizontalen als im vertikalen Meridian hat, indem die Abflachung des letzteren näher am Zentrum beginnt als diejenige im horizontalen Meridian. Kurz, die optische Zone der Hornhaut nähert sich in ihrer Form der sphärischen, sie kann aber sowohl im horizontalen als im vertikalen Meridiane dezentriert sein, und ihre Ausbreitung braucht nicht rund zu sein, sondern kann eine querovale Kuppel bilden.



Figur 97. Die Krümmung der Hornhaut im horizontalen (A) und im vertikalen (B) Meridian, nach Gullstrand. Vgl. den Text.

Gullstrand hat ferner untersucht, inwieweit die sphärische Aberration durch die Abflachung der Hornhaut korrigiert sei. Dies war bei dem von ihm untersuchten Auge der Fall nur in der Richtung nach oben von der Gesichtslinie; die hier vorhandene größere Abflachung erklärt sich wahrscheinlich durch den Druck des oberen Augenlides. Wir können also sagen, daß derjenige Teil der Hornhaut, welcher zum direkten scharfen Sehen angewendet wird, mit positiver sphärischer Aberration behaftet ist.

Bei der Linse wird die Form der vorderen Fläche durch den Bau des Ziliarkörpers nicht unwesentlich beeinflußt. In denjenigen Meridianen, welche den Ziliarfortsätzen entsprechen, werden nämlich bei der Spannung der Zonula (vgl. unten S. 238) andere Kräfte wirksam als in den zwischenliegenden, und die Linsensubstanz wird also in verschiedenen Meridianen unter eine verschieden hohe Spannung gestellt, die eine Deformation der vorderen Linsenfläche hervorruft, wie übrigens aus den Einkerbungen des Linsenrandes im lebenden Auge ersichtlich ist (Gullstrand). In optischer Hinsicht bedingt dies unter anderem das strahlige Aussehen der Sterne,

welches nach Entfernung der Linse verschwindet. Auch in optischen Instrumenten treten ganz ähnliche sternförmige Figuren auf, wenn die Fassung auf die Linsen einen diese verspannenden Druck ausübt.

e. Der Astigmatismus.

Aus dem Vergleich zwischen der Lichtbrechung im vertikalen und horizontalen Meridian der Hornhaut geht, wie schon bemerkt, hervor, daß beide das Licht nicht gleichstark brechen. Bei geringer Differenz der Brechbarkeit wird keine praktisch bemerkenswerte Störung des Gesichts hervorgerufen. Anders aber, wenn, wie dies nicht selten vorkommt, die Asymmetrie im optischen Bau des Auges eine größere ist.

Als astigmatisch wird ein Strahlenbündel bezeichnet, welches sich nach der Brechung nicht zu einem einzigen Punkt vereinigt, sondern für verschiedene Meridiane eine verschiedene Fokaldistanz hat. Wenn die Meridiane, in welchen die Brennweite ihr Maximum und Minimum hat, senkrecht gegeneinander stehen, wird der Astigmatismus als regelmäßig bezeichnet. Ich werde nur diesen hier berücksichtigen.

Ein astigmatisches Strahlenbündel kann auf zweierlei Weise entstehen, nämlich 1. bei senkrechter Inzidenz, wenn das optische System asymmetrisch gebaut ist, und 2. bei schiefer Inzidenz, auch wenn die brechende Fläche symmetrisch ist.

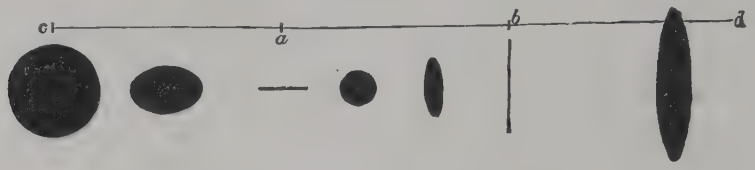
Der einfachste Fall ist der erste (über den zweiten Fall s. unten S. 223). Angenommen, wir haben eine Linse, welche in dem horizontalen Meridian eine Lichtbrechung von n Dioptrien, in dem vertikalen eine stärkere, von $m + n$ Dioptrien hat. Ein der optischen Achse paralleles Lichtbündel fällt auf diese Linse. Es ist ohne weiteres ersichtlich, daß das Bündel, nach stattgefundener Brechung, nicht mehr homozentrisch bleiben kann, denn die in dem horizontalen Meridian einfallenden Strahlen werden zu einem Punkt $1 / n$ m, die im vertikalen zu einem Punkt $1 / (m + n)$ m hinter der Linse zusammengebrochen.

Das nähere Studium des Problems hat ergeben, daß, wenn von der sphärischen Aberration abgesehen wird, in dem Brennpunkt der beiden Hauptmeridiane die Lichtstrahlen zu je einer senkrecht gegen den Leitstrahl stehenden Brennlinie zusammengebrochen werden. Die erste Brennlinie entspricht dem Brennpunkt des am stärksten brechenden Meridians und steht senkrecht gegen ihn, also in der Richtung des am schwächsten brechenden Meridians. Die zweite Brennlinie entspricht dem Brennpunkt des am schwächsten brechenden Meridians und steht senkrecht gegen ihn, d. h. in der Richtung des am stärksten brechenden Meridians.

Vor der ersten Brennlinie bildet das Strahlenbündel eine Ellipse mit der längeren Achse in der Richtung der ersten Brennlinie: nach der zweiten Brennlinie bildet das Strahlenbündel eine Ellipse mit der längeren Achse in der Richtung der zweiten Brennlinie. Der Übergang zwischen den beiden Richtungen findet in der Strecke zwischen den beiden Brennlinien (der Brennstrecke) statt, indem aus der liegenden Ellipse zuerst ein Kreis und dann eine stehende Ellipse entsteht (vgl. Fig. 98).

In einem astigmatischen Auge kann also ein homozentrisches Strahlenbündel nicht zu einem Punkt vereinigt werden. Wenn das Auge für den am stärksten brechenden Meridian eingestellt ist, werden

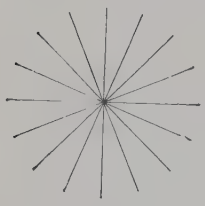
die Bilder auf der Netzhaut alle in der Richtung der ersten Brennlinie ausgezogen; bei Einstellung des Auges für den am schwächsten lichtbrechenden Meridian werden die Netzhautbilder alle in der Richtung der zweiten Brennlinie ausgezogen — in beiden Fällen also verzerrt. Um dies zu vermeiden, bringt das Auge es dazu, daß eine Stelle innerhalb der Brennstrecke auf die Netzhaut fällt. Die Verzerrung der Gegenstände wird dadurch geringer, die Schärfe des Bildes nimmt aber mehr oder weniger ab.



Figur 98. Die Form der Querschnitte eines Strahlenbündels im astigmatischen Auge, nach Helmholtz. *a*, die erste Brennlinie; *b*, die zweite Brennlinie.

Um den Astigmatismus subjektiv nachzuweisen, bedient man sich einer aus mehreren Meridianen zusammengesetzten Figur (Fig. 99) und stellt den Patienten so weit davon, daß er nur noch einen der Meridiane deutlich sehen kann. Dieser Meridian entspricht seiner Richtung nach dem am stärksten lichtbrechenden Meridian im Auge, und sein auf die Netzhaut geworfenes Bild der zweiten Brennlinie. Nähert man sich nun so viel wie möglich der Figur, so bleibt wieder nur ein Meridian deutlich. Bei regelmäßigem Astigmatismus ist dieser gegen den ersteren senkrecht: er gibt die Richtung des am schwächsten brechenden Meridians an, und sein Bild auf der Netzhaut entspricht der ersten Brennlinie.

Bei allen Augen kommt ein gewisser Grad von Astigmatismus vor, obgleich dieser in der Regel so gering ist, daß derselbe keine praktische Bedeutung hat. Wenn der Astigmatismus aber etwas größer ist, so wird, wegen der schon oben berührten Umstände, das Bild eines äußeren Objekts in hohem Grade verzerrt. Dieser Astigmatismus wird wesentlich durch den asymmetrischen Bau der Hornhaut verursacht.



Figur 99.

In der Regel ist indes der Astigmatismus der Hornhaut größer als der totale Astigmatismus, wie er durch die subjektive Methode bestimmt wird. Unter den Mechanismen, durch welche der Hornhautastigmatismus korrigiert wird, können wir an eine, in entgegengesetzter Richtung gehende Asymmetrie der Linse denken; ferner kann der Einfluß, welchen der Hornhautastigmatismus ausübt, zum Teil dadurch verdeckt werden, daß im zentralen Teil der Hornhaut, entsprechend der Pupillaröffnung, die Asymmetrie der Hornhaut geringer ist als in den mehr peripheren Teilen; kurz der Astigmatismus der Hornhaut, so wie er durch die gewöhnlichen ophthalmometrischen Methoden bestimmt wird, stellt sicherlich nicht das Maß der in physiologischer Hinsicht wichtigen Asymmetrie des Auges dar.

Als Grad des Astigmatismus bezeichnet man die in Dioptrien ausgedrückte Differenz der statischen Refraktion in den am stärksten und am schwächsten lichtbrechenden Meridianen.

Nach den Messungen von Nordenson an Schülern im Alter von 7—20 Jahren fanden sich unter 452 untersuchten Augen nur 42 (= 9 Proz.), welche keinen merklichen Hornhautastigmatismus hatten. 69 Schüler hatten einen Astigmatismus von mehr als 1 Dioptrie, und 4 einen von mehr als 1.5 Dioptrien. Eine normale Sehschärfe ist indes mit einem Hornhautastigmatismus von 1.5 Dioptrien nicht unvereinbar.

Der am stärksten brechende Meridian war bei 85.1 Proz. der astigmatischen Augen der vertikale, bei nur 1.5 Proz. der horizontale, und bei 13.4 Proz. ein schiefer. In der Mehrzahl der Fälle ist also der vertikale Meridian der Hornhaut am stärksten lichtbrechend.

Wie der Grad des Astigmatismus bestimmt wird, kann hier nicht erörtert werden. Nachdem man denselben bestimmt hat, kann er durch zylindrische Gläser korrigiert werden. Die brechenden Flächen dieser Gläser sind keine Kugelflächen, sondern zylindrische Flächen mit größerem oder kleinerem Radius. In solchen Gläsern gehen die in die Richtung der Achse fallenden Strahlen ungebrochen durch; in allen anderen Meridianen ist die Linse gekrümmt, und das Licht wird um so stärker gebrochen, je geringer der Radius ist. Die stärkste Brechung findet in dem gegen die Achse senkrechten Meridian statt.

Bei Anwendung von solchen Gläsern zur Korrektion eines vorhandenen Astigmatismus stellt man das Glas so, daß seine Asymmetrie derjenigen des Auges entgegenwirkt. Angenommen, es sei das Auge im vertikalen Meridian myopisch und im horizontalen emmetropisch. Dann können wir das Auge emmetropisch machen, wenn wir vor demselben ein konkaves zylindrisches Glas mit der Achse in den horizontalen Meridian stellen. Die in diesen Meridian fallenden Strahlen werden nicht gebrochen, was auch nicht vonnöten ist, da das Auge in diesem Meridian schon emmetropisch ist. Im vertikalen Meridian ist das Auge myopisch; die Myopie wird durch den konkaven Hauptmeridian des Zylinderglases korrigiert.

In ganz derselben Weise verfährt man, wenn das Auge myopisch, aber stärker im vertikalen als im horizontalen Meridian ist. Wir nehmen dann wieder ein konkaves zylindrisches Glas von der Stärke, daß es die Myopie im vertikalen Meridian auf den Grad der Myopie im horizontalen reduziert, was dadurch erzielt wird, daß die betreffende Linse mit der Achse in den horizontalen Meridian gestellt wird. Dann ist das ganze Auge myopisch von einem und demselben Grad, und diese rückständige Myopie wird in gewöhnlicher Weise korrigiert.

Nach demselben Prinzip geht man bei jedem Fall von Astigmatismus zuwege. Die allgemeine Regel ist also die, daß man durch zweckmäßig gewählte Gläser das ganze Auge auf dieselbe Refraktion bringt. Ist es dann noch nicht emmetropisch, so wird die etwa vorhandene Myopie oder Hypermetropie in gewöhnlicher Weise mit einer sphärischen Linse korrigiert.

f. Der Winkel zwischen der Gesichtslinie und der Augenachse.

Die bis jetzt dargestellten Gesetze der Lichtbrechung im Auge gelten unter der Voraussetzung, daß die Gesichtslinie mit der optischen Achse des Auges zusammenfällt. Dies ist jedoch nicht der Fall, denn die Gesichtslinie liegt vor dem Auge nach innen und meist ewas nach oben von der Augenachse, die Netzhautgrube also nach außen und meist etwas nach unten von der Achse. In Figur 80 (II, S. 202) bezeichnet $G_1\ G_2$ die Gesichtslinie, $F_1\ F_2$ die optische Achse.

Den Winkel, welchen die Gesichtslinie und die Augenachse bilden, bezeichnet man als den Winkel α. Die Größe dieses Winkels ist in dem horizontalen Meridian etwa $3^0.5'—7^0$ und in dem vertikalen etwa $3^0.5'$.

Die in der Richtung der Gesichtslinie in das Auge einfallenden Strahlen treffen also dasselbe in schiefer Richtung. Unter solchen Umständen bleibt ein homozentrisches Strahlenbündel nicht mehr homozentrisch, sondern wird astigmatisch, und zwar werden die in dem

horizontalen Meridian des Auges einfallenden Strahlen am stärksten gebrochen. Eine Überkompensation des betreffenden Astigmatismus wird durch den gewöhnlich entgegengesetzten Astigmatismus der Hornhaut zuwege gebracht.

Zur näheren Aufklärung über den Gang der schief ins Auge einfallenden Strahlen möge folgender Versuch dienen (Gullstrand).

Wir stellen vor eine gewöhnliche Petroleumflamme eine Pappscheibe, in welcher ein Loch von 3—4 mm Durchmesser angebracht ist, und halten eine bikonvexe Linse von etwa 9 Dioptrien und mit einem Durchmesser von etwa 35 mm im Abstand von einigen Metern vom leuchtenden Punkt so, daß die Lichtstrahlen das Zentrum der Linse unter schiefer Inzidenz durchlaufen. Das gebrochene Strahlenbündel ist nun astigmatisch. Durch einen in verschiedener Entfernung von der Linse gehaltenen Schirm können wir die Strahlen auffangen und die Beschaffenheit verschiedener Querschnitte studieren. Wir nehmen an, daß die Linse von der gegen das einfallende Licht senkrechten Stellung aus so gedreht ist, daß die rechte Hälfte, vom Licht aus gesehen, sich durch Drehung vom leuchtenden Punkt entfernt hat. Man findet dann leicht eine Lage des Schirms, bei welcher der Querschnitt in transversaler Richtung schmäler als bei allen übrigen ist. Dies ist der erste dünnste Querschnitt (= der ersten Brennlinie), der bei einem Drehungswinkel der Linse von etwa 30° das in Figur 100 A dargestellte Aussehen hat.

Figur 100. Der erste (A) und zweite (B) dünnste Querschnitt bei einem infolge schiefer Inzidenz astigmatischen Strahlenbündel, nach Gullstrand.

Wenn der Schirm dann ein wenig weiter von der Linse entfernt wird, erhält man denjenigen Querschnitt, welcher von allen die kleinste Größe in vertikalem Durchmesser hat (= der zweiten Brennlinie). Dieser Querschnitt hat eine etwa lemniskatenähnliche Form (Fig. 100 B): der dünnste Teil ist nahe der Mitte gelegen und hier kaum dicker, als daß er als ein Punkt bezeichnet werden könnte. Wird nun der Schirm um eine vertikale Achse in entgegengesetzter Richtung gegen diejenige der Linse gedreht, so erhält man eine scharfe und deutliche Brennlinie, die gegen den Leitstrahl schief gestellt ist und die einzige Brennlinie darstellt, welche aus dem untersuchten Strahlenbündel erhalten werden kann.

Unter der Annahme, daß der Winkel zwischen Gesichtslinie und Augenachse gleich 5° sei, hat Gullstrand für das schematische Auge den Einfluß der schiefen Inzidenz berechnet und dabei gefunden, daß die Brennstrecke nur 0.03 mm ist und der Grad des Astigmatismus nur 0.1 Dioptrie beträgt. Der erste dünne Querschnitt (Brennlinie) ist, bei einem Pupillendurchmesser von 2 mm, 0.0029 mm lang und 0.0022 mm breit; die zweite Brennlinie bildet mit dem Leitstrahl einen Winkel von 2° 43′.

Die Zahlen erklären, warum die schiefe Inzidenz der Gesichtslinie, wie längst bekannt, im allgemeinen keine Herabsetzung der Sehschärfe bedingt.

Je größer der Winkel wird, welchen die in das Auge einfallenden Strahlen mit der optischen Achse bilden, um so größer wird auch die Brennstrecke, und um so weniger scharf das entsprechende Bild auf der Netzhaut. Das Bild auf den peripheren Teilen der Netzhaut kann also nie so scharf wie im Zentrum werden und nimmt an Schärfe

ab, je weiter gegen die Peripherie es fällt. Wegen der heterogenen Beschaffenheit der Linse wird die Güte der Bilder noch mehr verschlechtert (GULLSTRAND).

Auf Grund der sub c, d, e und f besprochenen optischen Fehler des Auges und weil homozentrisches Licht nur bei unendlich kleiner Blendenöffnung nach der Brechung homozentrisch bleibt, kann selbst einfarbiges Licht nach der Brechung im Auge nicht zu einem einzigen Punkte zusammengebrochen werden, insbesondere da das Auge bei mittlerer Größe der Pupille eine unerwartet große Aberration zeigt. Um einen Bildpunkt herum erscheinen daher Zerstreuungskreise von einer Größe, die nur eine verhältnismäßig geringe Sehschärfe gestatteten, wenn diese die ihnen gewöhnlich zugeschriebene große Bedeutung hätten. Indes zeigt die Erfahrung (vgl. II, S. 210), daß die tatsächlich vorhandene Sehschärfe in der Zentralgrube so groß ist, wie es der Bau der Netzhaut überhaupt gestattet.

Die Lösung dieses Widerspruches gibt GULLSTRAND durch Hinweis darauf, daß nicht der Querschnitt des Strahlenbündels, sondern der Querschnitt der kaustischen Fläche — die aus sämtlichen Punkten des Strahlenbündels besteht, wo die einander nächstliegenden Strahlen zusammengebrochen werden — hier das Entscheidende ist. Bei dem im Auge gebrochenen Strahlenbündel ist nämlich letztere so gebaut, daß ein gewisser Querschnitt durch sie, außer einer Schnittlinie, einen Punkt enthält, in welchen eine unendlich große Anzahl Strahlen zusammengebrochen werden. In diesem Punkte ist daher die Lichtstärke im Vergleich mit der an der Schnittlinie so stark, daß nur erstere bei der Abbildung wirksam wird, denn die Abbildung wird nicht durch die absolute Menge der zusammengebrochenen Strahlen, sondern nur durch den Unterschied in der Lichtkonzentration bestimmt (vgl. auch unten sub h).

Von der letzterwähnten Tatsache kann man sich leicht überzeugen, wenn man mittels einer starken konvexen Linse das Bild des leuchtenden Fadens einer Glühlampe auf einem Schirm entwirft. Bei der Einstellung, wo der Glühfaden am schärfsten erscheint, ist das Bild von einem aus Zerstreuungskreisen herrührenden Nebel umgeben, während der Glühfaden wesentlich undeutlicher abgebildet wird, wenn die Linse so eingestellt wird, daß dieser Nebel verschwindet und also der dünnste Querschnitt des Strahlenbündels auf den Schirm fällt. Die Lichtverteilung innerhalb des benutzten Querschnittes hat also eine wesentlich größere Bedeutung als die Größe des Querschnittes.

g. Die Farbenzerstreuung im Auge.

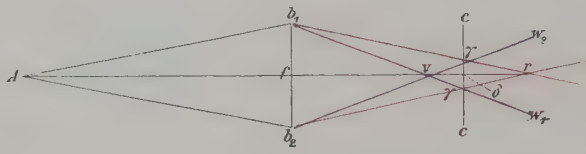
Das Brechungsvermögen fester und tropfbar flüssiger Medien für Strahlen verschiedener Wellenlänge ist verschieden und beträgt z. B. beim Wasser für Rot (Spektrallinie C) 1.331705 und für Violett (Spektrallinie G) 1.341385. Eine Zeitlang stellte man sich vor, daß es nicht möglich wäre, diese Farbenzerstreuung in einem optischen Systeme aufzuheben. Es erwies sich aber später, daß dies dennoch möglich war, und man hat längst Instrumente gebaut, bei welchen keine Farbenzerstreuung vorkommt.

Die tägliche Erfahrung lehrt uns, daß die chromatische Abweichung im Auge wenigstens nicht sehr stark sein kann, denn im gewöhnlichen Leben macht sie sich fast gar nicht bemerkbar. Eine genauere Prüfung ergibt indes, daß die Achromasie des Auges bei weitem keine vollständige ist.

Dies wurde zuerst von FRAUNHOFER nachgewiesen, indem er zeigte, daß der brechende Apparat des Auges verschiedene Brennweiten für verschiedenfarbige einfache Strahlen hatte.

Da die Brechungsverhältnisse der optischen Medien des Auges meist nicht beträchtlich von dem des Wassers abweichen, hat HELMHOLTZ die Dispersion für das reduzierte Auge (vgl. II, S. 202) berechnet, unter der Annahme, daß Wasser darin als brechende Substanz gebraucht sei, und hat dabei gefunden, daß die hinteren Brennweiten für Rot (Linie C) 20.574 und für Violett (Linie G) 20.140 mm betragen. Faktisch scheint indessen die Farbenzerstreuung im menschlichen Auge etwas größer zu sein (Abstand des roten und violetten Brennpunktes 0.58—0.62 mm, statt 0.434 mm). Nach EINTHOVEN beträgt der Unterschied der hinteren Brennweiten für die Linien D und F 0.272 mm (vgl. das Spektrum, II, S. 242). Für Rot (λ 722—677) und Blau (λ 495—397) beträgt die Differenz der statischen Refraktion etwa 1—$1^1/_2$ Dioptrie.

Daß die Farbenzerstreuung sich nicht deutlich bemerkbar macht, beruht indessen nicht allein auf dem optischen Bau des Auges, sondern hat auch zum Teil eine rein



Figur 101. Die chromatische Abweichung im Auge.

physiologische Ursache. Wenn weißes Licht in das Auge fällt und dasselbe sich für die am stärksten wirkenden Strahlen mittlerer Brechbarkeit einstellt, so vereinigen sich diese auf der Netzhaut fast genau in einem Punkt, welcher von einem aus den roten und violetten Strahlen gebildeten Rand umgeben ist. Nun ist aber die erregende Wirkung von Strahlen sehr großer oder sehr geringer Brechbarkeit verhältnismäßig gering, infolgedessen die erregende Wirkung der Randzone im Vergleich zu derjenigen des Zentrums vernachlässigt wird. Außerdem ist noch das Zentrum stärker belichtet als die Randzone, weil es von Strahlen jeder Brechbarkeit getroffen wird, während die Randzone je weiter nach außen von einer immer geringeren Zahl von Strahlen getroffen wird.

Unter den Versuchen über die Farbenzerstreuung im Auge sei der folgende hier erwähnt. Man blickt durch ein mit Kobalt gefärbtes (blaues) Glas, welches Orange, Gelb und Grün nur wenig, reichlich dagegen das äußerste Rot, das Indigoblau und Violett hindurchläßt, auf eine gewöhnliche elektrische Glühlampe. Dem Beobachter erscheint nun der Glühfaden in verschiedener Weise, je nach der Entfernung, für welche sein Auge eingestellt ist. Ist es für die roten Strahlen eingestellt, so erscheint der Faden rot mit blauen Rändern; ist das Auge für blaue Strahlen eingestellt, so stellt sich der Faden dagegen blau mit roten Rändern dar (vgl. Fig. 101; im ersten Falle würde die Netzhaut bei r, im zweiten bei v liegen).

Auch durch Beugung des Lichtes kann eine Farbenzerstreuung entstehen. Die farbigen Kreise subjektiven Ursprunges, welche besonders unter gewissen Umständen (Conjunctivitis, Einwirkung von Osmiumsäuredampf) um Lichtquellen wahrnehmbar sind

(H. Meyersche Ringe), gehören hierher. Sie kommen durch Beugung des Lichtes an zelligen Gebilden an der Hornhautoberfläche (absterbenden Epithelzellen, Schleimkörperchen, Zellkernen) zustande. Eine gleichartige Farbenerscheinung (Donderssche Ringe) wird durch Lichtbeugung in den Randteilen der Linse hervorgerufen und tritt bei Gesunden nur bei erweiterter Pupille hervor (Salomonsohn).

h. Zusammenfassung.

Aus dieser Prüfung des Auges geht hervor, daß das Auge allerdings verschiedene optische Fehler hat, die in einem guten optischen Instrument nicht vorkommen dürfen, trotzdem aber von diesen in seiner Leistungsfähigkeit wunderbar wenig beeinträchtigt wird. Die schiefe Inzidenz der Gesichtslinie, die verschiedene Brechbarkeit der Hornhaut in verschiedenen Meridianen, die starke monochromatische Aberration, die Farbenzerstreuung — dies alles vermag, teils wegen der sub f und g erwähnten Umstände, teils wegen der Wechselwirkungen verschiedener Netzhautstellen (vgl. unten II. Abschnitt, S. 289), nicht die Leistungsfähigkeit des Auges in dem Umfang zu vermindern, daß dadurch irgendwelche subjektiv merklichen Störungen hervorgerufen würden. Dies gilt indes nur von dem normalen Auge. Es kommt aber bei dem optischen Apparat des Auges gar nicht selten vor, daß die hier besprochenen Fehler in größerem Umfang als beim normalen Auge sich vorfinden; in diesen Fällen muß daher das Auge als ein ziemlich geringwertiges optisches Instrument bezeichnet werden. Es ist aber der praktischen Augenheilkunde auch in solchen Fällen vielfach gelungen, die Leistungsfähigkeit des Auges in einem zuweilen sehr erheblichen Grade zu verbessern.

§ 6. Die Regenbogenhaut.

Damit das in einer Camera entworfene Bild nicht durch diffuse Lichtreflexion von den Wänden mehr oder weniger beeinträchtigt sein möge, überzieht man die Wände einer solchen mit einer matten schwarzen Farbe. Denselben Dienst leistet im Auge das Retinalpigment sowie die stark pigmentierte Aderhaut.

Auch die Fortsetzung der Aderhaut nach vorn, die Regenbogenhaut (Iris), hat eine wichtige Aufgabe. Wie wir gesehen haben, gelten die hier dargestellten Gesetze für die Lichtbrechung in einem optischen Systeme bloß in dem Fall, daß nur solche Strahlen, welche mit der optischen Achse des Systems einen sehr kleinen Winkel umfassen, in das System einfallen, während die Randstrahlen abgeblendet sind. Diese, für die Deutlichkeit des Bildes wichtige Abblendung wird von der Regenbogenhaut besorgt. Sie läßt nämlich nur durch die verhältnismäßig enge Pupille Strahlen in das Auge hineinfallen.

Die Pupille kann infolge einer in zirkularer oder radialer Richtung erfolgenden Kontraktion der Regenbogenhaut verengt oder erweitert werden. Diese Größenveränderungen stehen zum Teil im Dienste des optischen Apparates des Auges, indem sich die Pupille beim Nahesehen, aber nur, wenn dieses von Konvergenz der Augenachsen begleitet wird, verengt — was ja zu der Schärfe des Bildes nicht unwesentlich beiträgt. Außerdem wird, bei größerer Asymmetrie der Hornhaut, durch Verengerung der Pupille der dadurch bedingten Störung in der Lichtbrechung zu einem gewissen Grade entgegengewirkt.

Die Regenbogenhaut hat aber noch die wichtige Aufgabe, die Netzhaut vor einem allzustarken Licht zu schützen, die Pupille wird bei starkem Licht verengt und bei schwachem erweitert.

Die Bewegungen der Regenbogenhaut, welche sich in den Veränderungen der Pupillengröße kenntlich machen, werden teils von dem die Pupille kreisförmig umgebenden, bei den meisten Tieren aus glatten Muskelfasern bestehenden M. sphincter pupillae, teils von dem aus radiären glatten Muskelfasern zusammengesetzten M. dilatator pupillae besorgt. Die Existenz eines selbständigen Dilatators wurde schon vor mehreren Jahren von Langley und Anderson durch physiologische Versuche unzweideutig bewiesen; später ist es auch der anatomischen Forschung gelungen, den Dilatator bestimmt nachzuweisen.

Die Muskeln der Regenbogenhaut erhalten ihre Nerven sowohl in zerebralen als in sympathischen Bahnen.

Die pupillenverengenden Fasern finden sich im Oculomotorius. Von diesem Nerven gehen sie auf das Ganglion ciliare über, verbinden sich mit den daselbst befindlichen Nervenzellen (Langendorff) und setzen sich dann durch die NN. ciliares breves zu dem M. sphincter pupillae fort. Das Ganglion ciliare scheint an und für sich keine Rolle als peripheres Zentrum der betreffenden Nerven zu spielen. Bei Reizung eines einzelnen Ziliarnerven kontrahiert sich der Sphincter nur partiell, so daß die Pupille eine unregelmäßige Gestalt bekommt. Es wird angegeben, daß der Oculomotorius gleichzeitig den Erweiterer der Pupille hemmt.

Die pupillenerweiternden Fasern stammen aus dem Sympathicus. Sie treten in den vorderen Wurzeln der VII.—VIII. Hals- und I.—II. Brustnerven vom Rückenmark aus, gehen dann zum ersten Brustganglion, weiter durch den vorderen Ast der Ansa Vieussenii zum letzten Halsganglion und von diesem im Stamme des Halssympathicus zum obersten Halsganglion, mit dessen Nervenzellen sie sich vereinigen. Nach Langendorff soll dieses Ganglion ein peripheres Zentrum für die pupillenerweiternden Nerven darstellen. Vom obersten Halsganglion gehen die Fasern nach dem Ganglion Gasseri, folgen dem Trigeminus und treten in den langen Ziliarnerven, ohne eine Verbindung mit dem Ziliarganglion einzugehen, in die Regenbogenhaut. Die Reizung des Sympathicus soll nebst der Erregung des Erweiterers auch eine Hemmung des Sphincters bewirken (Reid).

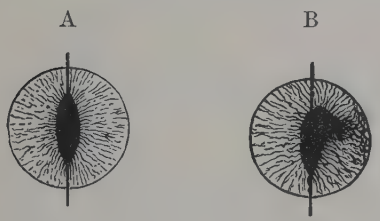
Sowohl die pupillenverengenden als die -erweiternden Nerven sind tonisch erregt: wird der Halssympathicus durchschnitten, so verengt sich die Pupille; bei Durchschneidung des Oculomotorius erweitert sie sich.

Unter den Versuchen, durch welche Langley und Anderson die Frage nach dem Mechanismus der Pupillenerweiterung entschieden, seien folgende hier mitgeteilt, welche zeigen, daß die Ansicht nicht richtig war, laut welcher die Pupillendilatation lediglich die Folge einer Hemmung des Sphincter-Tonus darstellt. Wenn man die Sehnenhaut

an einer kleinen umschriebenen Stelle mit Induktionsströmen reizt, erhält man eine scharfe örtliche Erweiterung der Pupille (Fig. 102). Im Falle einer etwaigen Hemmung des Sphincters hätte sich jeder Teil der Regenbogenhaut vom Zentrum der Pupille nach auswärts bewegen müssen. — Wenn durch zwei radiäre Schnitte ein Sektor der Regenbogenhaut von dem Zusammenhange mit dem übrigen Teil derselben isoliert wird (Fig. 103), so verkürzt sich dieser Sektor sowohl bei direkter Reizung als bei Reizung des Halssympathicus.

Zur Erklärung der Pupillendilatation stellte man sich früher vielfach vor, daß dieselbe bei Reizung des Halssympathicus dadurch entstehe, daß sich die Gefäße der Regenbogenhaut kontrahierten und also indirekt eine Erweiterung der Pupille bewirkten. Demgegenüber läßt sich aber einwenden, daß man auch nach Unterbindung der Gefäße des Kopfes bei Reizung des Halssympathicus eine Pupillendilatation erzielt, sowie daß bei normalem Tiere die Dilatation früher als die Gefäßkontraktion erscheint, und daß man unter Umständen eine maximale Gefäßkontraktion ohne jede Pupillenerweiterung hervorrufen kann.

Bei gewissen kaltblütigen Tieren (Aal, Frosch usw.) wenigstens ist der Sphincter pupillae unter Umständen durch das Licht direkt erregbar, was dadurch erwiesen wird, daß sich die Pupille auch am ausgeschnittenen Auge nach Zerstörung der Netzhaut auf Lichtreizung kontrahiert (Arnold, Brown-Séquard). Die glatten Muskelfasern sind hier mit bräunlichem Pigment angefüllt und können daher selber die Lichtstrahlen reichlich absorbieren (Steinach). — Bei Säugetieren (Hund, Katze, Kaninchen) kann man nach Durchschneidung des N. opticus eine auf Licht erfolgende, sehr langsam verlaufende Pupillenverengerung beobachten. Da diese nicht erscheint, wenn das Licht auf die Pupille konzentriert wird, muß sie als Folge des direkten Einflusses des Lichtes auf die Irismuskulatur betrachtet werden. Hierbei wird die stärkste Wirkung von den ultravioletten Strahlen ausgeübt (Hertel).



Figur 102. Iris der Katze in Ruhe (A) und bei Reizung oben rechts (B), nach Langley.

Figur 103. Nach Langley.

Die Veränderungen in der Pupillenweite unter normalen Verhältnissen sind sonst reflektorischer Art. Der wichtigste unter den betreffenden Reflexen ist der durch den Sehnerven vermittelte. Hierbei beginnt die Pupillenveränderung nach etwa 0.4—0.5 Sekunde und erreicht ihr Maximum in etwa 0.1 Sekunde (Listing). Sogar bei momentaner Beleuchtung erscheint die Verengerung der Pupille (v. Vintschgau). Dieser Reflex wird von den zentralen Teilen der Retina am kräftigsten ausgelöst; indessen kann er auch, obgleich schwächer, von der Netzhautperipherie hervorgerufen werden. Daher nimmt die reflektorische Verengerung der Pupille unter sonst gleichen Umständen mit der Zunahme in der Größe der belichteten Fläche zu.

Wenn nur in das eine Auge Licht gelangt, so zeigt sich bei allen Tieren, bei welchen die Kreuzung der Sehnervenfasern nur eine partielle ist (Menschen, Affen, Raubtiere und gewisse Nager), eine Kontraktion der beiden Pupillen, d. h. die reflektorische Erregung geht von einem Sehnerven auf die beiden Oculomotorii über. Dabei ist indessen die Pupille

des belichteten Auges enger als die des anderen Auges (Abelsdorff und Piper).

Die Größe der Verengerung ist nicht allein von der Größe des belichteten Feldes der Netzhaut, sondern auch von der Lichtstärke und von der jeweiligen Empfindlichkeit (Adaptationszustand) der Netzhaut abhängig. Nach etwa 15 Minuten langer Anpassung für die betreffende Lichtstärke beträgt der Durchmesser der Pupille bei vollständigem Dunkel etwa 7.3—8 mm; bei einer Lichtintensität von 1.6 Meterkerzen 6.3, bei einer von 50—100 Meterkerzen 3.7, bei einer von 100—500 Meterkerzen 3.4, bei einer von 500—1000 Meterkerzen 3.3 mm (Lans). Innerhalb ziemlich weiter Grenzen der Lichtstärke ist also der Pupillendurchmesser fast konstant. Auch ist zu bemerken, daß eine langsame, auf viele Sekunden verteilte Steigerung der Lichtintensität (innerhalb gewisser Grenzen) auf den Pupillendurchmesser fast wirkungslos ist, während ein rasches Ansteigen auf die gleiche Lichtintensität eine bedeutende Pupillenverengerung herbeiführt (Garten). Der Einfluß des augenblicklichen Adaptationszustandes wird z. B. durch folgende Erfahrung angedeutet. Wenn man von einem dunkleren Zimmer in ein helleres kommt, so verengt sich die Pupille; dieser anfänglich schnellen Verengerung folgt eine langsame Erweiterung, die sich in 2—4 Minuten abspielt und zu der ursprünglichen Größe der Pupille zurückführt (Schirmer).

Bei langer Einwirkung des Tageslichtes nimmt die Empfindlichkeit der Pupille langsam ab und zwar so, daß sie sich trotz unveränderter Beleuchtung erweitert und nach und nach in einen Zustand verfällt, in welchem sie sogar gegen bedeutende Helligkeitsschwankungen unerregbar ist und nur bei höchster Steigerung der Intensität sich wieder verengt. Nach längerer Erholung in der Dunkelheit stellt sich die frühere Erregbarkeit des Sphincters wieder her.

Nach Verdunkelung erweitert sich die Pupille anfangs (innerhalb der ersten 5 Sekunden) rasch, später langsam und behält die gewonnene Weite viele Stunden bei, z. B. Durchmesser der Pupille vor der Verdunkelung 4.8 mm, nach 5 Sekunden 7.4, nach 15 Minuten 7.6, nach 8 Stunden 8.0 mm (Garten).

Bei der Reizung zentripetaler Nerven, sowie bei kräftigen Atembewegungen, bei der Dyspnoë usw. wird die Pupille in der Regel erweitert, obgleich bei einer solchen Reizung auch eine reflektorische Pupillenverengerung beobachtet worden ist. Ebenso tritt bei Reizung der verschiedensten Teile des Gehirns, der Großhirnrinde (der motorischen Zone und der Okzipitalwindungen), des Streifenhügels, des Sehhügels, des vorderen und des hinteren Vierhügels Pupillenerweiterung hervor. Diese Pupillenerweiterung bei Reizung zentripetaler Nerven sowohl als der genannten Hirnteile bleibt in zahlreichen Fällen noch nach doppelseitiger Durchschneidung der Halssympathici und der Trigemini bestehen und muß daher, zum Teil wenigstens, als die Folge einer auf das Zentrum der pupillenverengenden Nerven ausgeübten Hemmung aufgefaßt werden.

Der Tonus der verengenden Nerven ist wesentlich reflektorischen Ursprungs, denn nach Durchschneidung der Sehnerven ruft die des Oculomotorius keine Pupillenerweiterung mehr hervor (Knoll). Daß jedoch die Opticusreizung nicht die einzige Ursache des Sphinctertonus sein kann, geht daraus hervor, daß die Pupille im Schlaf stark verengt ist.

Das Zentrum der pupillenverengenden Nerven haben wir im Oculomotoriuskern zu suchen. Nach den Versuchen von Hensen und Völckers liegt dasselbe beim Hunde im Boden des dritten Ventrikels dicht am Aquaeductus Sylvii, etwas hinter dem Zentrum der Akkommodation.

Das Zentrum der pupillenerweiternden Nerven wurde von Budge ins Halsmark verlegt (Centrum cilio-spinale), während andere auf Grund ihrer Untersuchungen

schlossen, daß dieses Zentrum im Gehirn liege und Nervenfasern von da durch das Halsmark nach der Austrittsstelle der betreffenden Nerven hinzögen. Da indes, nach hoher Rückenmarkdurchschneidung, die Pupille sich bei Reizung des Ischiadicus erweitert und nach Durchschneidung des Halsmarkes immer noch verengt, ist es wohl erlaubt zu schließen, daß im Halsmark sich ein wirkliches, normal tonisch erregtes Zentrum für die durch den Halssympathicus vermittelte Pupillenerweiterung vorfindet. Ein höheres Zentrum für die pupillenerweiternden Nerven findet sich nach Kreidl und Karplus im Zwischenhirn. Nach Durchschneidung des Oculomotorius rufen Schwankungen der Lichtstärke keine Veränderungen der Pupille hervor; der Tonus der pupillenerweiternden Nerven kann also nicht durch die Lichtreizung gehemmt werden.

§ 7. Die Akkommodation des Auges.

a. Die Akkommodationsbreite.

Wenn sich ein Lichtpunkt von dem Fernpunkt des Auges aus demselben allmählich annähert, so vermag das Auge dessenungeachtet die von diesem Punkte ausgehenden Strahlen zu einem Bilde auf der Netzhaut zu vereinigen. Dies ist aber nur bis zu einer gewissen Grenze möglich: derjene Punkt, von welchem die am meisten divergierenden Strahlen ausgehen, welche noch auf der Netzhaut vereinigt werden können, heißt der Nahepunkt.

Der Nahepunkt wird im allgemeinen auf die Weise bestimmt, daß man ein mit sehr feiner Schrift gedrucktes Buch vor das Auge hält und mit einem Maßstab die geringste Entfernung mißt, in welcher die Schrift noch deutlich gelesen werden kann. Da viele Menschen indes daran gewöhnt sind, kurrente Schrift ohne eigentliches Buchstabieren zu lesen, und daher die Wörter an sich ziemlich gut erkennen, auch wenn die einzelnen Buchstaben nicht ganz deutlich unterschieden werden können, empfiehlt es sich, bei derartigen Bestimmungen entweder sinnlose Zusammenstellungen von Buchstaben oder auch Bücher anzuwenden, welche in einer der Versuchsperson nicht geläufigen Sprache gedruckt sind.

Damit die von dem Nahepunkt ausgehenden Strahlen sich auf der Netzhaut zu einem Bilde vereinigen sollen, muß die Lichtbrechung des Auges in irgendeiner Weise erhöht werden. Der dabei im Auge stattfindende Vorgang wird als Akkommodation bezeichnet.

Wenn man den Fernpunkt und den Nahepunkt eines Auges kennt, ist es sehr leicht zu berechnen, um wieviel die Lichtbrechung im Auge durch die Akkommodation zunimmt.

Die Zunahme wird nämlich durch diejenige Linse bestimmt, welche den von dem Nahepunkt kommenden Strahlen eine solche Richtung erteilt, als kämen sie von dem Fernpunkt. Die Brennweite dieser Linse, welche die Akkommodationsbreite des Auges angibt (Donders), sei A, die Entfernung des Fernpunktes R und die des Nahepunktes P; wenn wir diese Werte in die gewöhnliche Linsenformel (vgl. II, S. 197) einsetzen, so erhält diese folgendes Aussehen:

$$\frac{1}{A} = \frac{1}{P} + \frac{1}{R}.$$

Durch diese Gleichung kann die Akkommodationsbreite für alle Augen berechnet werden, wenn die Quantitäten P und R mit dem richtigen Vorzeichen eingeführt werden.

Für das myopische Auge ist dann die Akkommodationsbreite

$$\frac{1}{A} = \frac{1}{P} - \frac{1}{R};$$

für das emmetropische

$$\frac{1}{A} = \frac{1}{P},$$

da $R = \infty$ ist; für das (fakultativ) hypermetropische Auge haben wir endlich

$$\frac{1}{A} = \frac{1}{P} + \frac{1}{R}.$$

Man kann sich aber auch ein hypermetropisches Auge denken, welches trotz der angestrengtesten Akkommodation es nicht dazu bringen kann, parallele Strahlen zu vereinigen, sondern beim Maximum der Akkommodation nur weniger konvergente Strahlen vereinigt als bei der Akkommodationsruhe. In einem solchen (absolut) hypermetropischen Auge ist natürlich P negativ, und die Gleichung wird

$$\frac{1}{A} = -\frac{1}{P} + \frac{1}{R}.$$

Man muß zwischen der hier definierten Akkommodationsbreite und der Akkommodationsstrecke einen bestimmten Unterschied machen. Erstere stellt ein optisches Maß der durch die Akkommodation bewirkten Zunahme der Lichtbrechung im Auge dar, während letztere die Länge der in dem umgebenden Raum befindlichen Strecke angibt, innerhalb welcher das Auge durch seine Akkommodation ein deutliches Bild erhalten kann.

Die Akkommodationsbreite ist, wie die Erfahrung zeigt, von der Art der statischen Refraktion des Auges nur in sehr geringem Grade abhängig, und zwar beträgt sie nach Hönig bei Individuen gleichen Alters beim hypermetropischen Auge rund 0.3 Dioptrie mehr als beim emmetropischen, und bei diesem 0.5 Dioptrie mehr als beim myopischen Auge. Andererseits bietet aber die Akkommodationsstrecke bei verschiedenen Refraktionszuständen erhebliche Verschiedenheiten dar.

Nehmen wir an, die Akkommodationsbreite eines Auges sei 7 Dioptrien, und berechnen wir unter Anwendung der soeben angeführten Gleichungen den Abstand des Nahepunktes bei einem emmetropischen, einem myopischen (3 Dioptrien), einem fakultativ-hypermetropischen (2 Dioptrien) und einem absolut-hypermetropischen (10 Dioptrien) Auge.

Der Fernpunkt liegt bei diesen Augen in einem Abstand von bzw. $+\infty$, $+33.3$ cm, -50 cm und -10 cm. Der Nahepunktsabstand beträgt daher bei dem emmetropischen Auge $+14.3$ cm, beim myopischen $+10$ cm, beim fakultativ-hypermetropischen $+20$ und beim absolut-hypermetropischen Auge -33.3 cm. D. h. trotz gleichbleibender Akkommodationsbreite ist die Strecke des äußeren Raumes, welche die Augen verschiedener statischer Refraktion beherrschen, sehr verschieden, und zwar für das emmetropische Auge von $+\infty$ bis 14.3 cm vor dem Auge, für das myopische Auge von 3 Dioptrien von $+33.3$ bis $+10$ cm $= 23.3$ cm, für das fakultativ-hypermetropische Auge von 2 Dioptrien von -50 bis $+20$ cm $= \infty$; das absolut-hypermetropische Auge kann es endlich nicht weiter bringen, als daß es sich von Strahlen, welche gegen einen 10 cm hinter dem Auge befindlichen Punkt konvergieren, auf Strahlen, deren Konvergenzpunkt 33.3 cm hinter dem Auge liegt, akkommodiert.

Die Akkommodationsbreite nimmt bei zunehmendem Lebensalter allmählich ab, wie die folgende, von Donders entworfene Tabelle näher angibt:

Alter Jahre	Akkommodationsbreite Dioptrien	Alter Jahre	Akkommodationsbreite Dioptrien
10	14	45	3.5
15	12	50	2.5
20	10	55	1.75
25	8.5	60	1
30	7	65	0.75
35	5.5	70	0.25
40	4.5	75	0

Hierdurch entstehen, wie leicht ersichtlich, allmählich bedeutende Störungen. Schon wenn der Nahepunkt auf 30 cm vom Auge hinausrückt, was bei einem emmetropischen Auge im Alter von etwa 45 Jahren der Fall ist, wird Lesen feiner Schrift und andere Nahearbeit erschwert, denn um deutliche Bilder auf der Netzhaut zu entwerfen, darf jetzt das Objekt nicht näher als etwa 30 cm gehalten werden, und bei einem solchen Abstand ist der Gesichtswinkel kleiner Objekte schon zu klein, um ein deutliches Wahrnehmen zu erlauben. Man nennt diese Störung in der optischen Wirkung des Auges Presbyopie. Diese darf nicht mit der Hypermetropie verwechselt werden, denn die Hypermetropie ist eine besondere Art der statischen Refraktion, während die Presbyopie von einer Altersveränderung der Akkommodation bedingt ist.

Die Presbyopie wird mit konvexen Linsen behandelt, deren Stärke derartig gewählt sein soll, daß die von einem dem Auge genügend nahe liegenden Punkte ausgehenden Strahlen dieselbe Richtung erhalten, wie wenn sie von dem wirklichen Nahepunkt kämen. In jenem Punkte kann also das Objekt gehalten und trotzdem deutlich auf der Netzhaut abgebildet werden.

Es sei der Nahepunktsabstand 30 cm, und man wünscht das Objekt in einer Entfernung von 14 cm deutlich sehen zu können. In der gewöhnlichen Linsenformel (II, S. 197) ist $f_1 = 14$ cm, $f_2 = -30$ cm zu setzen; F wird daher 26 cm, was ziemlich genau einer Linse von 4 Dioptrien entspricht.

Zu den Altersveränderungen der Linse gehört endlich auch die Trübung, welche die Ursache des sogenannten grauen Stares abgibt.

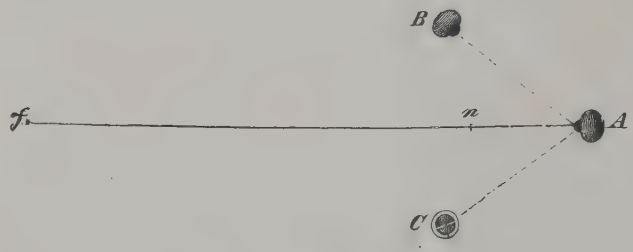
b. Der Mechanismus der Akkommodation.

Die bei der Akkommodation stattfindende Veränderung im optischen Apparat des Auges besteht in einer Formveränderung der Linse. Zuerst wurde diese Ansicht von Descartes (1637) ausgesprochen, der entscheidende Beweis für diese Ansicht aber erst mehr als zweihundert Jahre später von Max Langenbeck, Cramer und Helmholtz (1849—1853) geliefert.

Wie schon erwähnt, kann man aus der Größe der Spiegelbilder in einer sphärischen Fläche ihren Krümmungsradius berechnen. Es zeigt sich nun, daß bei Akkommodation für die Nähe die Spiegelbilder der Hornhaut sich gar nicht verändern, während dagegen die Spiegelbilder der vorderen

Linsenfläche sowie auch, obgleich in einem viel geringeren Grade, die der hinteren an Größe abnehmen, d. h. bei der Akkommodation werden die beiden Linsenflächen gewölbter, die vordere indes in einem beträchtlich höheren Grade als die hintere.

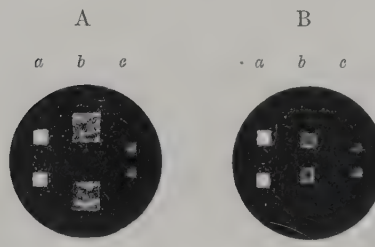
Um diese Formveränderungen beobachten zu können, gibt man dem beobachteten Auge zwei scharf bestimmte in einer Linie vor ihm liegende Fixationspunkte *f* und *n*.



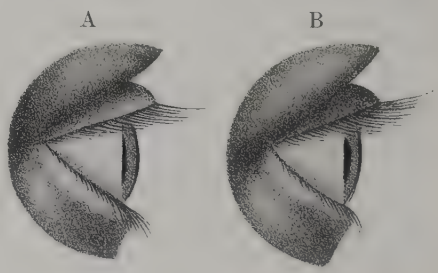
Figur 104. Nach Helmholtz.

Von einer großen und hellen Lampenflamme, die seitwärts von der Gesichtslinie in gleicher Höhe mit dem Auge aufgestellt ist, wird Licht gegen das Auge geworfen.

In Figur 104 sei *A* das beobachtete Auge und *C* die Flamme im Grundriß, *B* das Auge des Beobachters. Dieser muß nun sein Auge in gleicher Höhe mit dem beobachteten Auge und der Lampe anbringen, so daß der Winkel *B A f* ungefähr gleich *C A f* ist, und so lange sein Auge in der Nähe von *B* hin und her bewegen, bis er die Reflexe von den beiden Linsenflächen sieht. Es ist sehr vorteilhaft, wenn man



Figur 105.



Figur 106.

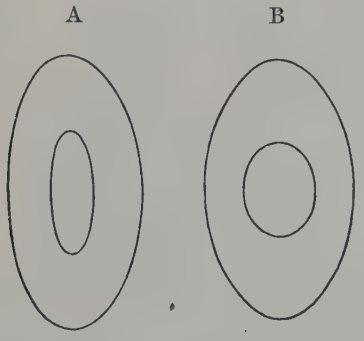
Figur 105. Die Spiegelbilder in der Hornhaut (das helle Bild links) und in der vorderen (das mittlere Bild) und hinteren Linsenfläche (rechts), nach Helmholtz. A, bei Einstellung für die Ferne; B, bei Einstellung für die Nähe. — Figur 106. Die Verschiebung des Pupillarrandes bei der Akkommodation, nach Helmholtz. A, Einstellung für die Ferne; B, Einstellung für die Nähe.

statt einer Flamme einen Schirm mit zwei senkrecht übereinander stehenden Öffnungen anwendet, durch welche je eine Flamme ihr Licht wirft. Im Auge sieht man dann 3 Paar Bilder, nämlich *a* (Fig. 105), das stärkste, welches durch die Spiegelung in der Hornhaut entstanden ist, *b* und *c*, welche durch die Spiegelung in der vorderen und hinteren Linsenfläche entworfen werden. Bei Einstellung des Auges für die Ferne haben die Bilder das in Figur 105 A dargestellte Aussehen; beim Nahesehen (Fig. 105 B) verändert sich Bild *a* gar nicht, während das Bild *b* sehr erheblich an Größe abnimmt. Durch genaue Beobachtungsmethoden kann man außerdem konstatieren, daß auch das

von der hinteren Linsenfläche entworfene Spiegelbild *c* bei der Akkommodation für die Nähe kleiner wird.

Bei diesen Formveränderungen der Linse steigt der Druck in der vorderen Augenkammer nicht an, auch bewegt sich die hintere Linsenfläche nicht nach vorne, die Linse als Ganzes wird also nicht verschoben. Dagegen rückt die vordere Linsenfläche bei der Zunahme ihrer Krümmung nach vorn und schiebt die Regenbogenhaut vor sich, wovon man sich überzeugen kann, wenn man die Hornhaut eines Auges von der Seite und etwas von hinten betrachtet. Solange das beobachtete Auge in die Ferne blickt, sieht man die schwarze Pupille dieses Auges etwa noch zur Hälfte vor dem Hornhautrande der Sehnenhaut hervorragen. Bei Akkommodation für die Nähe bemerkt man, daß das schwarze Oval der Pupille vor der Sehnenhaut sichtbar wird (vgl. Fig. 106). Daß die Pupille selbst bei der Akkommodation enger wird, ist schon erwähnt.

Die Ordnung, in welcher diese Veränderungen bei der Akkommodation erfolgen, ist nach TSCHERNING: 1. Zunahme der Krümmung der vorderen Linsenfläche, 2. Kontraktion der Pupille und Zunahme der Krümmung der hinteren Linsenfläche. Die Abspannung der Akkommodation geschieht in umgekehrter Ordnung.



Figur 107. Linsenschemata, nach Gullstrand. A, bei Akkommodationsruhe; B, bei maximaler Akkommodation. Die äußere Linie stellt die äußere Kontur der Linse mit einem Brechungsvermögen von 1.386, die innere die Begrenzungslinie der äquivalenten Kernlinse mit einem Brechungsvermögen von 1.404 dar.

Bei der Akkommodation nehmen die Krümmungshalbmesser der beiden Linsenflächen (bei einem 20jährigen) von 10 bzw. 6 mm auf 5.33 mm ab. Noch größer sind die Veränderungen der äquivalenten Kernlinse (vgl. II, S. 200), nämlich von 7.911 bzw. 5.760 mm bei Akkommodationsruhe auf 2.655 bei maximaler Akkommodation. Bei der Akkommodation wird also, wie aus Figur 107 hervorgeht, die am stärksten brechende Linsensubstanz gegen die Linsenachse ausgiebig verschoben und daher eine größere Zunahme der Brechkraft erzielt, als die entsprechende Formveränderung bei einer homogenen Linse ermöglichen würde. Bei einer solchen mit gleicher Krümmung und Brechkraft würde das Brechungsvermögen 1.426 — 1.409 bei Akkommodationsruhe gegenüber — betragen müssen (GULLSTRAND).

Die hier in Betracht kommenden optischen Konstanten des schematischen Auges sind also bei der Akkommodation folgende (GULLSTRAND):

	Ferne	Nähe
Krümmungshalbmesser der vorderen Linsenfläche	10	5.33 mm
Krümmungshalbmesser der vorderen Fläche der äquivalenten Kernlinse	7.911	2.655 mm
Krümmungshalbmesser der hinteren Fläche der äquivalenten Kernlinse	— 5.76	— 2.655 mm
Krümmungshalbmesser der hinteren Linsenfläche	— 6	— 5.33 mm
Ort der vorderen Linsenfläche	3.6	3.2 mm
Ort der vorderen Fläche der äquivalenten Kernlinse	4.146	3.873 mm
Ort der hinteren Fläche der äquivalenten Kernlinse	6.565	6.528 mm
Linse, Brennweite	69.908	40.416 mm
Brechkraft	19.11	33.06 Dioptrien
Vollauge, Ort des 1. Hauptpunktes	1.348	1.772 mm
Ort des 2. Hauptpunktes	1.602	2.086 mm
Ort des 1. Knotenpunktes	7.078	6.533 mm
Ort des 2. Knotenpunktes	7.332	6.847 mm
Ort des 1. Brennpunktes	— 15.707	— 12.397 mm
Ort des 2. Brennpunktes	24.387	21.016 mm
Vordere Brennweite	— 17.055	— 14.169 mm
Hintere Brennweite	22.785	18.930 mm
Brechkraft	58.64	70.57 Dioptrien

Die übrigen Konstanten sind gleichgroß bei Einstellung für Ferne und für Nähe (vgl. II, S. 201).

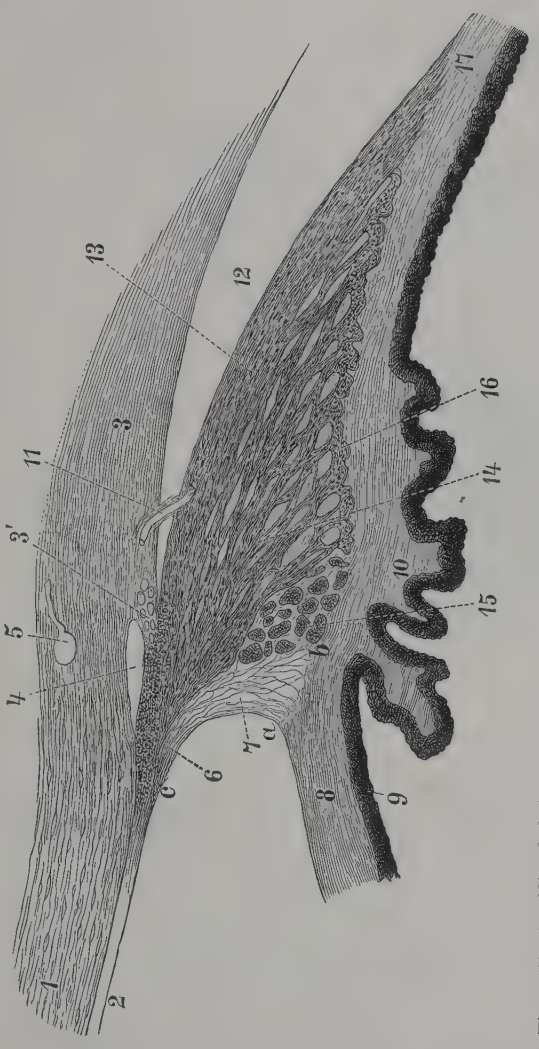
An einem Menschen, der an beiden Augen keine Iris hatte und bei welchem also die Untersuchung der Formveränderungen der Linse bei der Akkommodation besonders leicht gelang, beobachtete Grossmann unter anderem, daß der Linsendurchmesser bei vollständig erschlaffter Akkommodation $12^1/_4$ mm, auf der Höhe der Akkommodation $10^1/_4$ mm betrug; die Dicke der Linse nahm von 3.14 mm in der Ruhe auf 4.44 mm bei der Akkommodation zu; die Entfernung des Hornhautscheitels vom vorderen Linsenpol war in der Ruhe 3 mm, auf der Höhe der Akkommodation 2.5 mm, der hintere Linsenpol hatte sich also um 0.8 mm nach hinten bewegt.

Nach O. Weiss ist der Krümmungshalbmesser der vorderen Linsenfläche bei Akkommodation für eine Entfernung von 749 mm : 9 mm, für eine von 337 mm : 8 mm, für eine von 199 : 7 mm.

Der ganze anatomische Bau des Auges zeigt, daß der Ziliarmuskel die Formveränderungen der Linse bei der Akkommodation zustande bringen muß.

Der Ziliarmuskel (Fig. 108) erfüllt in den Meridionalschnitten vom Auge ein dreieckiges Feld in dem Ziliarkörper. Derselbe stellt also im ganzen Umfang des Augapfels ein kreisförmiges dreiseitig prismatisches Band dar, welches, wie die Figur zeigt, vielfach von Bindegewebszügen durchflochten ist. Mit Rücksicht auf den Verlauf der Muskelfasern unterscheidet Iwanoff 3 Abteilungen, nämlich 1. im äußeren Gebiet zahlreiche meridional verlaufende Muskelbündel, von dem Skleralwulst (3′) nach hinten bis an die Grenze der eigentlichen Chorioidea reichend. Je weiter nach innen, um so mehr tauschen die jetzt netzförmig verflochtenen Muskelbalken die rein meridionale Richtung gegen eine radial zur inneren Seite des Dreiecks gerichtete um. Je weiter nach vorn, um so weniger spitzwinkelig treffen die Muskelbündel auf die

innere Seite des Dreiecks und bilden somit die 2. radiale Abteilung des Muskels, dessen Fasern von dem Plattenwerk des sogen. Schlemmschen Kanals nach der ganzen inneren Seite des Dreiecks ausstrahlen. Endlich findet sich eine 3. zirkular laufende Faserrichtung, deren stärkste Züge längs der kurzen vorderen Seite des Dreiecks und im vorderen inneren Winkel laufen. Außerdem biegen sämtliche radialen Bündel, an der inneren Fläche des Muskels angelangt, in zirkularer Richtung um und bilden so an dieser inneren Fläche ein mehr oder weniger ausgedehntes zirkulares Muskelgeflecht, das vorn an die kompakteren zirkularen Bündel des Ringmuskels grenzt.



Figur 109. Meridionalschnitt durch den Ziliarkörper des Menschen, nach Schwalbe. *1*, Hornhaut; *2*, Descemetsche Membran; *3*, Sehnenhaut; *4*, Canalis Schlemmii; *7*, Fontanascher Raum; *8*, Iris-Stroma; *9*, Pigmentepithel der Iris; *10*, innere bindegewebige Grenzschicht des Ziliarkörpers, in die bindegewebige Grundlage der Ziliarfortsätze übergehend; *13*, meridionale, *14*, radiale Fasern des Ziliarmuskels; *15*, Müllerscher Ringmuskel; *16*, zirkulare Faserlage an der Innenfläche des Ziliarmuskels; *17*, Anfang der Aderhaut.

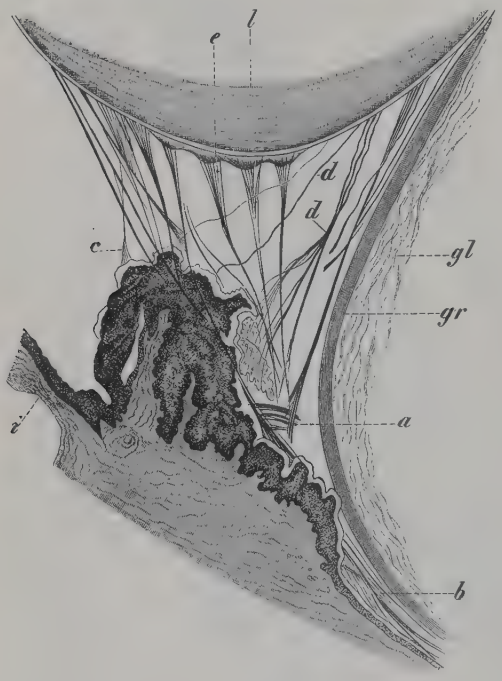
Der Ringmuskel scheint nach Iwanoff bei Augen von verschiedener statischer Refraktion in verschiedenem Grade ausgebildet zu sein: bei den Myopen fehlt er fast vollständig, während er bei den Hypermetropen stark ausgebildet ist und etwa $^1/_3$ des ganzen Ziliarmuskels beträgt. (Nach Schwalbe.)

Die Linse ruht in einer Aushöhlung der vorderen Fläche des Glaskörpers und ist durch die Zonula Zinnii an dem Ziliarkörper aufgehängt. Die Zonula stellt die radiär gefaltete vordere Fortsetzung der Membrana hyaloidea des Glaskörpers bis zur Linsenkapsel dar. Sie umgibt den Linsenrand und inseriert sich an der Linsenkapsel derart, daß ihre Teile ohne merkliche Grenze mit der Linsenkapsel verschmelzen. Der größere Teil der Zonula, von der Ora serrata zur Spitze der Ziliarfortsätze, ist mit dem Ziliarkörper verwachsen. Da aber die Ziliarfortsätze den Linsenrand nicht erreichen, so findet sich zwischen ihnen und dem Linsenrand noch eine schmale Zone, innerhalb deren die Zonula der hinteren Augenkammer frei zugekehrt ist. Dieser freie Teil der Zonula (Fig. 109) besteht aus mehreren Strängen, welche in drei Gruppen geteilt werden können, eine vordere, die zur vorderen Linsenkapsel geht, eine mittlere, deren Fasern sich senkrecht zur Kapsel unmittelbar hinter dem Äquator einsetzen, und eine hintere, die der Hyaloidea dicht

anliegt und auf die hintere Linsenkapsel übergeht. Sämtliche Stränge bestehen aus nebeneinander liegenden Fasern.

Nach Helmholtz werden die Formveränderungen der Linse bei der Akkommodation in folgender Weise hervorgebracht.

Die Linse ist ein elastischer Körper, der bei Ruhe des Ziliarmuskels durch den Zug der an ihrem Äquator sich anheftenden Zonula in radialer Richtung gedehnt und daher von vorn nach hinten etwas abgeplattet ist. Die Elastizität der Linse wird hauptsächlich von ihrer Kapsel bedingt, denn die Linsensubstanz selbst hat eine mehr schleimige als gallertige Konsistenz und zeigt keine Spur von einem Bestreben, in die frühere Form zurückzukehren.



Figur 109. Zonula Zinnii eines erwachsenen Menschen, Meridionalschnitt, nach G. Retzius. *l*, Linsenrand (Äquator); *gl*, Glaskörper; *i*, Iriswurzel; *a*, kurze, starke Anheftungsfasern der hinteren Zonulabalken; *b*, hinten aus der Glashaut entspringende Zonulafasern; *c*, vorn vor dem Ziliarprozeß entspringende Zonulafaser; *d*, von dem Ziliarprozeß entspringende Zonulafasern, welche die Zonulabalken kreuzen und teilweise an ihnen haften; *e*, Räume zwischen der Linsenkapsel und der perikapsulären Membran.

Die meridionalen Fasern des Ziliarmuskels ziehen bei ihrer Kontraktion das am hinteren Ende der Ziliarfortsätze mit der Aderhaut fest verbundene hintere Ende der Zonula nach vorn und heben dadurch die Spannung der Zonula und ihren Zug gegen die Peripherie der Linse auf, so daß sich infolgedessen die Linse in der Richtung ihrer Achse, d. h. von vorn nach hinten verlängern wird. Hierbei muß natürlich die Krümmung der Linsenflächen zunehmen. Beim Aufhören der Kontraktion wird die Spannung der Zonula durch den elastischen Zug der Aderhaut wiederhergestellt.

Die Ringmuskelfasern hätten die Aufgabe, auch den vorderen Teil der Ziliarfortsätze der zurückweichenden Linse und Zonula nachzuschieben, so daß keine Zerrung in deren Gewebe und kein Zug auf den vorderen Teil der Zonula entstehen kann, wodurch die Wirkung der Meridionalfasern des Ziliarmuskels beeinträchtigt würde. Die starke Entwicklung der zirkularen Fasern beim hypermetropischen Auge steht möglicherweise damit im Zusammenhang, daß gerade hier die Ansprüche auf eine umfangreiche und genaue Akkommodation am größten sind.

Beim ersten Anblick scheint die Presbyopie dieser Hypothese große Schwierigkeit darzubieten. Wegen ihrer beim höheren Alter eintretenden größeren Festigkeit müßte ja die Linse dem Zuge der Zonula einen immer größeren Widerstand leisten. Infolgedessen sollte man meinen, daß bei höherem Alter nicht der Nahepunkt sich vom Auge entfernte, sondern im Gegenteil der Fernpunkt immer näher heranrückte.

Hierzu ist aber zu bemerken, daß die Linse bei höherem Alter, selbst wenn sie gänzlich entspannt wird, eine stark abgeplattete Form hat, während die kindliche Linse unter entsprechenden Umständen eine nahezu kugelige Gestalt annimmt, sowie daß die Verschiebbarkeit der zentralen Linsensubstanz allmählich immer mehr abnimmt.

Unter den Beweisen für die Akkommodationstheorie von Helmholtz seien folgende Erfahrungen von Hess besonders hervorgehoben. Bei starker Akkommodation (nach Einträufeln von Eserin in das Auge) rücken die Ziliarfortsätze nach vorn gegen die Hornhaut und gleichzeitig einwärts gegen den Linsenrand vor und können vor dem Linsenäquator beobachtet werden. Dabei liegt die Linse nicht so fest an ihrem Orte, wie bei Akkommodationsruhe, sondern verändert, der Schwere folgend, ihre Lage je nach der Haltung des Kopfes. Bei aufrecht getragenem Kopf sinkt sie nach unten; bei Neigung des Kopfes temporal- oder nasalwärts, nach vorn oder nach hinten bewegt sich die Linse in entsprechender Richtung. Infolge dieser Lageveränderung ist die Akkommodationsbreite bei gesenktem Kopf größer als bei gehobenem. Die Größe dieser Verschiebungen ist je nach der Lage des Kopfes verschieden und kann im günstigsten Falle fast 1 mm betragen.

Zu bemerken ist noch, daß die Kontraktion des Ziliarmuskels keineswegs immer in ihrem ganzen Umfange für eine Zunahme der Linsenkrümmung verwendet wird, denn oft bleibt ein Teil dieser Kontraktion ohne jeden Einfluß auf die Linsenkrümmung. Hess macht daher einen bestimmten Unterschied zwischen der manifesten und der latenten Kontraktion des Ziliarmuskels. Bei jungen Individuen ist die letztere kleiner als bei älteren.

Aus allen hierhergehörigen Beobachtungen geht mit völliger Bestimmtheit hervor, daß nur die Einstellung des Auges für die Nähe, nicht die für die Ferne durch Muskelwirkung ausgeführt wird.

Über die Innervation des Ziliar- oder Akkommodationsmuskels besitzen wir durch eine Untersuchung von Hensen und Völckers folgende Angaben. Durch Reizung einzelner Ziliarnerven wurde die Chorioidea nach vorn gezogen, wobei die Verschiebung am Äquator etwa 0.5 mm betrug; sowohl am unversehrten Auge als nach Ablösung der Hornhaut und Iris wurde die vordere Linsenfläche vorgewölbt; die hintere Linsenfläche verschob sich ein wenig nach hinten.

Die betreffenden Fasern entstammen dem Oculomotorius. Aus den klinischen Erfahrungen, welche von Stuelp zusammengestellt worden sind, scheint hervorzugehen, daß das Kerngebiet des Ziliarmuskels sehr nahe demjenigen des Sphincter pupillae liegt, und zwar befindet sich das Zentrum der bei der Akkommodation wirkenden Nerven im vorderen medialen Kern des Oculomotorius vor dem des Pupillensphincters.

Nach Morat würde die Erschlaffung des Ziliarmuskels bei Einstellung für die Ferne unter dem Einfluß des Halssympathicus stehen, dem indes von Heese entschieden widersprochen ist.

Bei der Akkommodation findet, auch wenn das eine Auge verdeckt ist, noch eine Konvergenzbewegung der Augen, also eine Zusammenziehung der MM. recti interni statt. Dieser Zusammenhang zwischen Akkommodation und Konvergenz ist aber kein unauflöslicher, denn man kann es lernen, ohne Akkommodation die Augenachsen zur Konvergenz zu

bringen, und umgekehrt. Noch einfacher gelingt dies innerhalb gewisser Grenzen durch Prismen oder Linsen.

Wenn man einen Gegenstand in 30 cm Entfernung binokular fixiert und dann konkave Linsen von 4 Dioptrien vor die Augen hält, so muß die Akkommodation jetzt natürlich stärker werden, damit ein deutliches Bild des Gegenstandes auf der Netzhaut entstehe; hierbei findet die Akkommodation für einen in $13\,^{7}/_{11}$ cm vor dem Auge liegenden Punkt statt, und dessenungeachtet tritt kein Doppeltsehen ein, d. h. die Augen konvergieren gegen den in 30 cm Entfernung befindlichen Gegenstand. Werden nun konvexe Linsen von 2.5 Dioptrien statt der konkaven vor den Augen aufgestellt, so sind diese für einen in 120 cm Entfernung liegenden Punkt eingestellt, die Gesichtslinien konvergieren aber fortdauernd für die Entfernung von 30 cm. — Als relative Akkommodationsbreite bezeichnet Donders den bei einem gegebenen Grad von Konvergenz möglichen Umfang der Veränderungen in der Akkommodation des Auges. In dem hier angeführten Beispiel beträgt die relative Akkommodationsbreite $4 + 2.5$ Dioptrien.

Der Spielraum, innerhalb dessen die Konvergenz von der zugehörigen Akkommodation und umgekehrt die Akkommodation von der festgehaltenen Konvergenz gelöst werden kann, ist unabhängig von der absoluten Größe der Akkommodation, bzw. der Konvergenz (Hess).

Die Zeit für die Akkommodation vom Fernpunkt zum Nahepunkt ist bei jungen Individuen kürzer als bei älteren, z. B. bei einem 14jährigen Knaben 1.05 und bei einem 39jährigen Manne 1.55 Sek. Dabei nahm die Refraktion im ersten Falle um 12, im zweiten um 6 Dioptrien zu, also betrug die Akkommodationsgeschwindigkeit bei der jüngeren Versuchsperson 11.4 und bei der älteren nur 3.9 Dioptrien pro Sekunde. Die Erschlaffung der Akkommodation vom Nahepunkt zum Fernpunkt betrug beim Knaben 0.69 und beim erwachsenen Manne 0.85 Sek. Die allmählich eintretende Starrheit der Linse macht sich daher auch in bezug auf den zeitlichen Verlauf der Akkommodation geltend (Grönholm).

Die die Akkommodation begleitenden Konvergenzbewegungen verlaufen immer schneller als die Veränderungen der Linse (Grönholm).

§ 8. Der Augenspiegel[1]).

Das in das Auge einfallende Licht wird zum größten Teil von dem schwarzen Pigment der Netzhaut und der Aderhaut absorbiert, zum Teil aber von dem Augengrunde diffus reflektiert und kehrt durch die Pupille nach außen zurück.

Wenn das Auge für einen leuchtenden Körper genau akkommodiert ist, werden die von dem Augengrunde reflektierten Strahlen, wenn sie das Auge verlassen, genau in diesem Punkte wieder vereinigt, denn wenn ein leuchtender Punkt an den Ort des Bildes gebracht wird, so wird nun das Bild an dem Orte des leuchtenden Punktes entworfen.

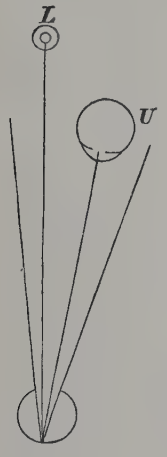
Hierin liegt die Erklärung, woher es kommt, daß die Pupille gewöhnlich schwarz erscheint: um das vom beobachteten Auge austretende Licht aufzufangen, muß das Auge des Beobachters sich zwischen

[1]) Die folgende Darstellung stützt sich wesentlich auf J. Bjerrum: Vejledning i anvendelsen af øjespejlet. Kopenhagen, W. Prior. Auch die Figuren sind nach Bjerrum.

den leuchtenden Körper und das beleuchtete Auge einschieben — wodurch natürlich das Licht von dem Auge abgeschnitten wird.

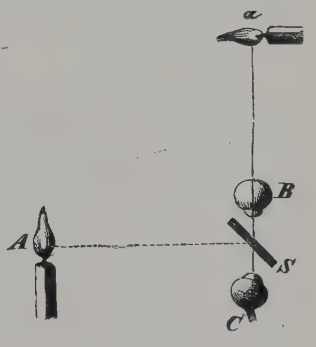
Bei sogen. Albinos, Individuen, bei welchen das Pigment des Auges fehlt, ist die Pupille nicht schwarz, sondern rot, d. h. die von dem Auge ausgehenden Strahlen können in das Auge des Beobachters eindringen. Dies ist davon abhängig, daß, wegen des Mangels an Pigment, Licht von allen Seiten und nicht nur durch die Pupille in das beobachtete Auge kommt.

Ist das beobachtete Auge nicht für den leuchtenden Punkt eingestellt, so ist es möglich, daß das von demselben austretende Licht zum Teil in das Auge des Beobachters fällt, und in diesem Falle erscheint die Pupille leuchtend, z. B. wenn die Strahlen aus dem Auge divergent ausgehen, wie dies bei dem akkommodationslosen hypermetropischen Auge der Fall ist (vgl. Fig. 110, wo *L* die Lichtquelle und *U* das Auge des Untersuchers bezeichnet).



Figur 110.

Am leichtesten läßt sich das Leuchten der Pupille beobachten, wenn man mittels eines kleinen im Zentrum durchbohrten Spiegels Licht von einer seitwärts stehenden Flamme in das zu beobachtende Auge wirft. Es sei (Fig. 111) *C* das beobachtete Auge, *B* das Auge des Beobachters, *S* der Spiegel und *A* das Licht. Durch den Spiegel wird Licht in das Auge *C* geworfen; das von der Netzhaut zurückkehrende Licht geht nun, wenn es das Auge verlassen hat, in der Richtung des Spiegelbildes *a* zurück und dringt durch die zentrale Öffnung des Spiegels zu dem Auge des Beobachters hin.



Figur 111. Nach Helmholtz.

Mittels dieser Anordnung kann man nicht nur das Leuchten der Pupille beobachten, sondern auch, was viel wichtiger ist, ein deutliches Bild vom Augenhintergrund bekommen, wie dies zuerst von Helmholtz (1851) nachgewiesen wurde. Das hierzu benutzte Instrument benannte er Augenspiegel (Ophthalmoskop).

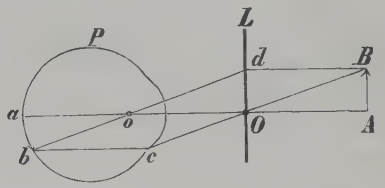
Der Augenspiegel ist sogleich nach seiner Veröffentlichung eines der wichtigsten Hilfsmittel bei der Untersuchung des Auges geworden. Es gibt eine außerordentlich große Zahl von verschiedenen Konstruktionen des Augenspiegels, welche natürlich hier nicht besprochen werden können.

Methodisch läßt sich der Augenspiegel in zwei verschiedenen Weisen benutzen, nämlich 1. nach der von Helmholtz ursprünglich beschriebenen Art in aufrechtem Bilde, und 2. nach einem von Ruete (1852) empfohlenen Verfahren in umgekehrtem Bilde.

a. Das Augenspiegeln in umgekehrtem Bilde.

Beim Augenspiegeln ist das beobachtete Auge in der Regel akkommodationslos. Die vom Augengrund reflektierten Strahlen treten also bei dem emmetropischen Auge parallel aus, bei dem myopischen Auge konvergieren sie gegen den Fernpunkt, und bei dem hypermetropischen Auge sind sie divergent.

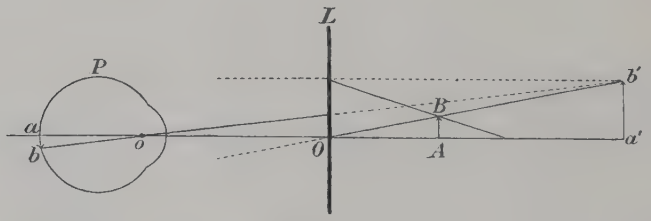
Wenn es nun gilt, den Augengrund in umgekehrtem Bilde zu sehen, so hält man in einer Entfernung von einigen Zentimetern eine konvexe Linse von etwa 10 Dioptrien vor das Auge. Diese Linse sammelt die von dem Auge ausgehenden Strahlen zu einem reellen Bilde, welches beim emmetropischen Auge im Brennpunkt der Linse, bei dem myopischen näher der Linse und bei dem hypermetropischen weiter von ihr liegt.



Figur 112.

Dieses reelle Bild wird nun vom Beobachter wahrgenommen; der Abstand des Beobachters von der Linse muß daher etwa gleich der Summe seiner Nahepunktsentfernung und der Brennweite der Linse sein.

Daß das Bild umgekehrt ist, ist leicht einzusehen. Es sei P (Fig. 112) ein emmetropisches Auge, L die benutzte konvexe Linse, und wir untersuchen das Bild von der Strecke a—b. Das Bild des Punktes a liegt auf der Achse a—O. Mit der dem Punkte b entsprechenden Richtungslinie $b\,o$ sind alle die von b ausgehenden Strahlen nach der Brechung parallel, also auch der Strahl $c\,O$, der gegen den optischen Mittelpunkt der Linse gerichtet ist und daher ungebrochen bleibt. Auf diesem Strahl liegt



Figur 113.

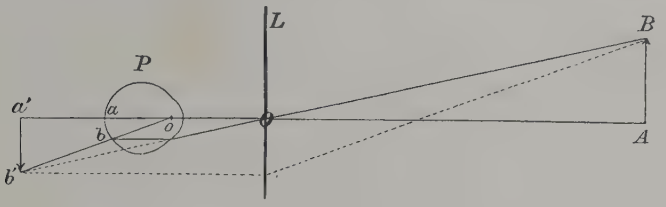
im Abstand der Brennweite das Bild B von b. $A\,B$ ist also das umgekehrte und reelle Bild von $a\,b$.

Bei einem myopischen Auge (Fig. 113) ist unter den vom Auge ausgehenden, nach dem Punkt b' hinzielenden Strahlen einer parallel der optischen Achse der Linse: er wird nach dem hinteren Brennpunkt der Linse gebrochen; ein anderer geht, ungebrochen, durch das optische Zentrum O der Linse. Der Schnittpunkt dieser Strahlen (B) stellt das Bild vom Punkte b dar. Das von der Linse entworfene Bild des Augengrundes ist also reell und umgekehrt.

Das in dem Fernpunkt liegende Bild des Augenhintergrundes ist bei einem hypermetropischem Auge aufrecht und virtuell $a'\,b'$ (Fig. 114). Unter den nach b' hinzielenden Strahlen geht einer, der parallel der Linsenachse ist, nach der Brechung in

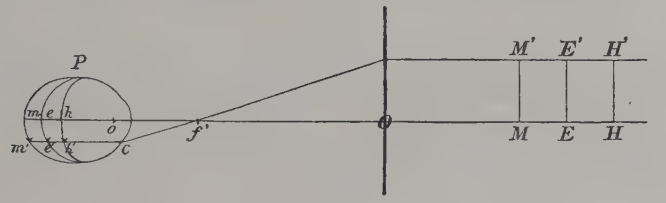
der Linse durch deren Brennpunkt; ein anderer Strahl geht ungebrochen durch das optische Zentrum der Linse ($b'\,O$). Der Schnittpunkt dieser Strahlen (B) ist das von der Linse entworfene Bild des Punktes b. Das Bild des Augenhintergrundes ist auch hier umgekehrt und reell.

Betreffend die Vergrößerung des Augengrundes ist zu bemerken, daß diese nur beim emmetropischen Auge von dem Abstand der Linse vom untersuchten Auge



Figur 114.

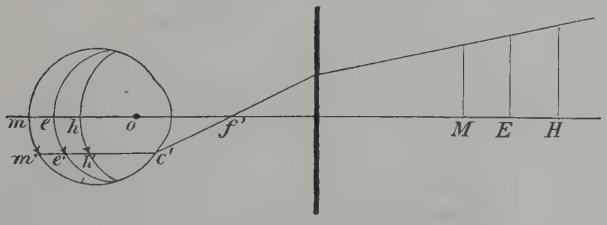
unabhängig ist. Bei jedem Abstand der Linse wird nämlich das Bild des Augengrundes durch die Linie bestimmt, welche durch das optische Zentrum der Linse parallel dem Richtungsstrahl $b\,o$ gezogen wird (Fig. 112). Da die Strahlen parallel ausgehen, ist der



Figur 115.

Ort des Bildes immer der Brennpunkt der Linse, und der Schnittpunkt der Linien $d\,B$ und $O\,B$ immer das Bild von b.

Wenn wir annehmen, daß im Falle von Myopie oder Hypermetropie die Anomalie durch eine Verlängerung bzw. Verkürzung der Augenachse bedingt ist, so finden wir



Figur 116.

in bezug auf die Vergrößerung folgendes. Es sei (Fig. 115) h die Netzhaut des hypermetropischen, e die des emmetropischen und m die des myopischen Auges. Wenn der Abstand der Linse derartig ist, daß ihr Brennpunkt mit dem vorderen Brennpunkt des Auges zusammenfällt, so sind bei allen drei Augen die Bilder gleichgroß, denn der mit der Augenachse parallele Strahl $c\,m'$ geht nach der Brechung durch den vorderen Brennpunkt des Auges; da dieser aber auch Brennpunkt der Linse ist, so muß der Strahl nach der Brechung in der Linse parallel herausgehen. Die Bilder der Augen

verschiedenen Refraktionszustandes sind gleichgroß, befinden sich aber, wie schon bemerkt, in verschiedener Entfernung von der Linse.

Wenn die Linse dem Auge genähert wird, so divergiert der Strahl $c'm'$ (Fig. 116) nach der Brechung von der Achse, die Bilder verhalten sich nun so, daß, während beim emmetropischen Auge keine Größenveränderung erscheint, das Bild beim myopischen kleiner und beim hypermetropischen größer wird. — Wenn endlich die Linse vom untersuchten Auge entfernt wird, so konvergiert der Strahl $c'm'$ nach der Brechung in der Linse gegen die optische Achse, das Bild des hypermetropischen Auges ist jetzt kleiner, das des myopischen aber größer als das Bild des emmetropischen Auges.

Um die Vergrößerung des Augengrundes zu berechnen, hat man beim emmetropischen Auge zu berücksichtigen, daß die Dreiecke $a\,o\,b$ und $A\,O\,B$ (Fig. 112) ähnlich sind und daß also $a\,b\,|\,A\,B = a\,o\,|\,A\,O$; d. h. die Vergrößerung ist gleich dem Verhältnis zwischen der Brennweite der Linse und der Entfernung zwischen dem Knotenpunkt und der Netzhaut des untersuchten Auges. Ist jene gleich 10 cm und diese $1\,^1/_2$ cm, so ist also die Vergrößerung $10 : 1.5 = 6.7$. Je stärker die Linse ist, um so geringer ist die Vergrößerung.

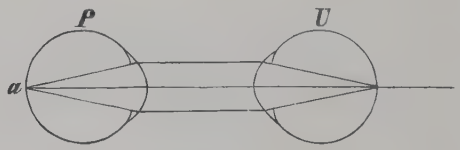
Betreffend das hypermetropische und das myopische Auge geht aus dem schon Ausgeführten hervor, daß die Vergrößerung hier nicht allein von der Stärke, sondern auch vom Abstand der Linse abhängig ist.

Bei der Ophthalmoskopie in umgekehrtem Bilde ist das Gesichtsfeld von der Pupillengröße unabhängig und wird nur von der Öffnung der Linse bestimmt. Wenn die Linse in solcher Entfernung vor das Auge gehalten wird, daß die Pupille in die Nähe des Brennpunktes derselben kommt, verschwindet der Pupillarrand ganz aus dem Gesichtsfelde, und die Ausdehnung des letzteren wird nur noch von der Apertur der Linse bestimmt. Bei gleicher Apertur ist das Gesichtsfeld um so größer, je kürzer die Brennweite der Linse ist.

Wegen der verhältnismäßig geringen Vergrößerung ist die Lichtstärke des ophthalmoskopischen Bildes ziemlich bedeutend.

b. Das Augenspiegeln in aufrechtem Bilde.

Wenn wir annehmen, daß der Beobachter selbst emmetropisch und akkommodationslos ist, so kann er selbstverständlich den Augengrund eines emmetropischen



Figur 117.

Auges ohne weiteres wahrnehmen, denn die vom Auge austretenden Strahlen sind ja parallel und werden vom emmetropischen Auge zu einem Bild auf dessen Netzhaut zusammengebrochen (Fig. 117).

Ist das untersuchte Auge myopisch, so treten die Strahlen konvergent aus und können also von dem beobachtenden emmetropischen Auge nicht zu einem Punkt auf die Netzhaut zusammengebrochen werden. Dies wird jedoch möglich, wenn man in den Weg der Strahlen eine konvave Linse stellt, welche gerade genügt, um die konvergenten Strahlen parallel zu machen.

Wenn endlich das untersuchte Auge hypermetropisch ist und die Strahlen also divergent herausgehen, so werden sie durch eine in ihren Weg gestellte Konvexlinse

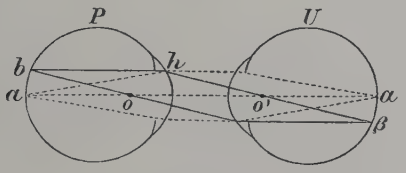
parallel gemacht und also von der Brechung des emmetropischen akkommodationslosen Auges beherrscht.

Bei dem Augenspiegeln im aufrechten Bild sind die betreffenden Korrektionsgläser hinter dem Spiegel angebracht und zwar in der Weise, daß das eine Glas nach dem anderen geprüft werden kann, bis man das Glas erhält, welches den aus dem Auge austretenden Strahlen die richtige, d. h. parallele Richtung gibt.

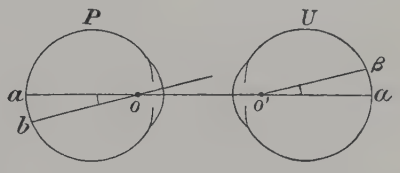
Daß das so erhaltene Bild aufrecht und virtuell ist, geht aus der folgenden Konstruktion hervor. Der auf der Achse liegende Punkt a (Fig. 118) wird im beobachtenden Auge (U) im Punkt α abgebildet. Die von dem Punkt b ausgehenden Strahlen treten parallel dem Strahl bo heraus; das Bild dieses parallelen Strahlenbündels fällt auf die Stelle β der Netzhaut, wo die durch den Knotenpunkt gezogene Richtungslinie ho' sie schneidet: d. h. das untersuchende Auge sieht das durch die Medien des untersuchten Auges entworfene Bild des Augengrundes aufrecht ganz wie alle anderen Objekte. Eine kleine Konstruktion läßt ohne Schwierigkeit erkennen, daß auch bei dem hypermetropischen und myopischen Auge das Bild aufrecht und virtuell ist.

Die durch einen optischen Apparat erzielte Vergrößerung ist das Verhältnis zwischen dem Gesichtswinkel eines durch den Apparat gesehenen Gegenstandes und dem Gesichtswinkel desselben Gegenstandes ohne den optischen Apparat.

Betrachten wir die Vergrößerung einer Strecke ab im emmetropischen Auge (Fig. 119) und nehmen wir fortfahrend an, daß der Beobachter Emmetrop ist. Wenn die Unter-



Figur 118.



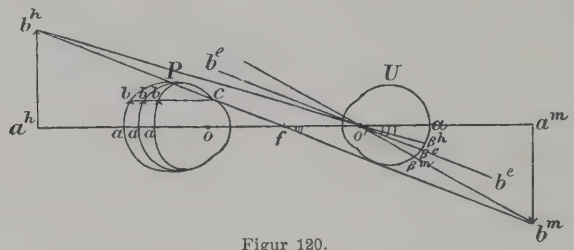
Figur 119.

suchung in einer Entfernung von s cm stattfindet, ist der Gesichtswinkel dieser Strecke, wenn sie nicht durch die Augenmedien des untersuchten Auges, sondern bar gesehen würde, gleich ab/s. Wegen der Lichtbrechung im untersuchten Auge gestaltet sich die Sache aber anders. Die von dem Punkte b ausgehenden Strahlen sind alle, nachdem sie aus dem Auge herausgetreten sind, mit dem Strahl bo, der durch den Knotenpunkt geht, parallel. Einer von diesen Strahlen geht im Auge des Untersuchers durch den Knotenpunkt o', und das Bild von b wird auf β entworfen. Die Winkel aob und $\alpha o'\beta$ sind also gleichgroß, der Gesichtswinkel für die Strecke ab ist daher ab/oa oder, da oa gleich G_2 ist, ab/G_2. Zwischen den Gesichtswinkeln mit und ohne den lichtbrechenden Apparat des untersuchten Auges findet also folgendes Verhältnis statt $ab/G_2 : ab/s = s/G_2$. Beim Augenspiegeln im aufrechten Bilde kann s etwa gleich 200 mm gesetzt werden; ist $G_2 = 15$ mm, so beträgt die Vergrößerung also $200/15 = 13.3$.

Bei einer auf Veränderung der Augenachse beruhenden Myopie ist die Vergrößerung größer, bei einer derartigen Hypermetropie dagegen geringer als im emmetropischen Auge. In Figur 120 bezeichnen die Linien aaa im Auge P, von rechts nach links gerechnet, die Netzhaut bzw. des hypermetropischen, emmetropischen und myopischen Auges. Der parallel der Achse vom Punkte b ausgehende Strahl bc geht durch den vorderen Brennpunkt, und das Bild des Augengrundes entsteht beim hypermetropischen Auge in $a^h b^h$, im myopischen Auge in $a^m b^m$. U ist das Auge des Untersuchers. Folgen wir nun dem Strahl, welcher unter den nach dem Punkte b^h bzw. b^m zielenden Strahlen gegen den Knotenpunkt des Untersuchers gerichtet ist, so finden wir, daß das Bild von b^m auf den Punkt β^m, das von b^h auf den Punkt β^h fällt, während das Bild des Punktes b im emmetropischen Auge dazwischen auf den Punkt β^e fällt.

Aus der Figur 120 ist ferner ohne Schwierigkeit ersichtlich, daß die Vergrößerung beim hypermetropischen Auge zunimmt und beim myopischen Auge abnimmt, wenn das Auge des Untersuchers sich dem untersuchten Auge nähert, während die Vergrößerung beim emmetropischen Auge unverändert bleibt, bis das Auge des Beobachters dem untersuchten Auge so nahe gekommen ist, daß sein Knotenpunkt mit dem vorderen Brennpunkt des letzteren Auges zusammenfällt, in welchem Falle die Bilder bei allen drei Augen gleichgroß sind.

Beim Augenspiegeln im aufrechten Bilde ist das Gesichtsfeld viel beschränkter als bei dem in umgekehrtem Bilde. Die Grenzen des Sehfeldes werden durch die nach dem Rande der Pupille des beobachteten Auges gezogenen



Figur 120.

Visierlinien des Beobachters bestimmt. Wenn man diese Visierlinien wie Lichtstrahlen behandelt, die von dem Mittelpunkte der Pupille des Beobachters (dem Kreuzungspunkt der Visierlinien) ausgehen, so findet man, daß das Gesichtsfeld auf der Netzhaut des beobachteten Auges dem Zerstreuungsbilde entspricht, in welchem der Mittelpunkt der Pupille des Beobachters dort erscheint. Liegt dieser Mittelpunkt im ersten Brennpunkte des beobachteten Auges, so ist der Zerstreuungskreis ebenso groß wie die Pupille des beobachteten Auges (vgl. II, S. 218). Meist wird aber das Auge des Beobachters sich dem beobachteten Auge nicht so weit annähern können, und dann wird der dem Gesichtsfelde gleiche Zerstreuungskreis kleiner als die Pupille des beobachteten Auges werden und zwar um so kleiner, je weiter der Beobachter sich entfernt.

c. Die Bestimmung der statischen Refraktion mit dem Augenspiegel.

Wie aus dem schon Angeführten hervorgehen dürfte, liegt es sehr nahe, den Augenspiegel zur objektiven Bestimmung der statischen Refraktion des Auges zu benutzen. Wenn wir fortfahrend annehmen, daß der Beobachter emmetropisch ist, so finden wir (in aufrechtem Bilde) folgendes. Sieht er ohne Korrektionslinse den Augengrund des untersuchten Auges, so ist dieses emmetropisch; braucht er aber eine konkave Linse dazu, so ist es myopisch, und braucht er eine konvexe Linse, so ist es hypermetropisch.

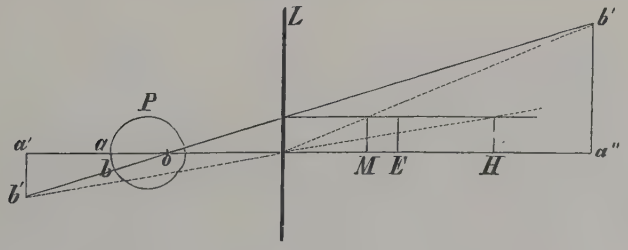
Der Grad der Myopie und Hypermetropie wird natürlich, wie bei der subjektiven Bestimmung, durch die schwächste, bzw. stärkste zum deutlichen Sehen des Augengrundes notwendige Linse bestimmt. Hierbei muß man natürlich auch die Entfernung der Korrektionslinse von dem untersuchten Auge berücksichtigen. Ist die Brennweite der konkaven Korrektionslinse in 5 cm Entfernung vom untersuchten Auge 20 cm (= 5 Dioptrien), so liegt der Fernpunkt dieses Auges in 25 cm Abstand von diesem, und die statische Refraktion desselben ist also nicht 5, sondern nur 4 Dioptrien. Und wenn beim hypermetropischen Auge die Brennweite der in 5 cm Entfernung vom Auge aufgestellten Korrektionslinse 25 cm ist (= 4 Dioptrien), so ist der Abstand des Fernpunktes hinter dem Auge gleich 20 cm und die statische Refraktion also nicht 4, sondern 5 Dioptrien.

Wir haben bisher angenommen, der Untersucher sei Emmetrop — dies ist aber wahrscheinlich nie der Fall, denn erstens ist die vollständige Emmetropie ziemlich selten, und zweitens akkommodiert man beim Sehen in geringer Entfernung immer in einem gewissen Grade. Daher muß man bei der Refraktionsbestimmung mittels des Augenspiegels die Refraktion des eigenen Auges in Abzug bringen, und zwar ist, wenn x die gefundene Linse und D die Refraktion des eigenen Auges bezeichnen, die statische Refraktion, R, des untersuchten Auges: $R = x - D$, wobei zu berücksichtigen ist, daß die Linsen mit positiven oder negativen Vorzeichen in Rechnung zu bringen sind, je nachdem sie Sammel- oder Zerstreuungslinsen darstellen.

d. Der Astigmatismus.

Wir haben bei den bisherigen Erörterungen immer angenommen, daß eine vorhandene Refraktionsanomalie beim untersuchten Auge von einer Verkürzung oder Verlängerung der Augenachse bedingt sei. Es kommt aber auch vor, daß dieselbe von einer verschieden starken Brechung in den lichtbrechenden Medien bedingt ist, und das Studium der hierbei stattfindenden Gesetzmäßigkeiten hat besonders in bezug auf den Astigmatismus, bei welchem gerade dies zutrifft, ein großes Interesse.

Gleich wie ein astigmatisches Auge die einfallenden Strahlen in verschiedenen Meridianen verschieden stark bricht, so können die von seinem Hintergrund ausgehenden



Figur 121.

Strahlen nicht zu einem Bild zusammengebrochen werden. Es sei das untersuchte Auge in dem horizontalen Meridian emmetropisch und in dem vertikalen myopisch; der Untersucher sei Emmetrop und also für den horizontalen Meridian des untersuchten Auges eingestellt. Wegen der stärkeren Brechung im vertikalen Meridian wird das Bild in dessen Richtung ausgezogen. Ist das Auge des Untersuchers dagegen für den vertikalen Meridian eingestellt, so werden alle Punkte des Augengrundes in horizontaler Richtung ausgezogen erscheinen. Daraus können wir schließen, daß, wenn Beobachter eine Kontur im untersuchten Auge scharf sieht, sein Auge für den gegen diese Kontur senkrechten Meridian eingestellt ist. Dieses, daß man bei jeder Einstellung nur eine bestimmte Kontur völlig scharf sehen kann, bildet das objektive Zeichen eines im untersuchten Auge vorhandenen Astigmatismus.

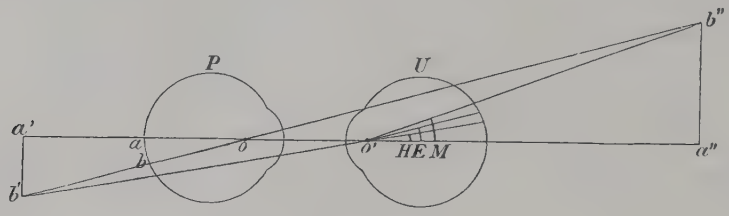
Eine andere Erscheinung, welche ebenfalls für den Astigmatismus charakteristisch ist, ist die verschieden starke Vergrößerung in verschiedenen Meridianen. Wir fangen mit dem Augenspiegeln in umgekehrtem Bilde an.

Es sei (Fig. 121) P das Auge, L die konvexe Linse. Die durch die Linse entworfenen Bilder bei verschiedener statischer Refraktion finden sich bei M (myopisches Auge), E (emmetropisches Auge), H (hypermetropisches Auge). Wir stellen die Linse so, daß ihr Brennpunkt mit dem Knotenpunkt des untersuchten Auges zusammenfällt.

Nach der Brechung ist der Lichtstrahl *b o* parallel der Linsenachse; in diesem Falle ist also die Vergrößerung in allen Meridianen gleichgroß.

Wird nun die Linse von dem Auge entfernt, so ist die Vergrößerung im emmetropischen Meridian unverändert (vgl. II, S. 243), im myopischen aber größer und im hypermetropischen kleiner (vgl. II, S. 244). Wenn endlich der Brennpunkt der Linse innerhalb des Knotenpunktes des untersuchten Auges fällt, so ist die Vergrößerung in dem myopischen Meridian am schwächsten, in dem hypermetropischen am stärksten.

Hieraus folgt, daß nur im erstgenannten Falle kein Unterschied der Vergrößerung in den verschiedenen Meridianen stattfindet; sonst tritt immer ein Unterschied hervor, und zwar sind, wenn, wie gewöhnlich, der Brennpunkt der Sammellinse nach innen vom Knotenpunkt des zu untersuchenden Auges fällt und der horizontale Meridian dieses Auges der am schwächsten brechende ist, die Konturen im Augengrunde in horizontaler Richtung ausgezogen; wenn aber der Brennpunkt der Linse nach außen vom Knoten-



Figur 122.

punkt des zu untersuchenden Auges liegt, so sind die Konturen in vertikaler Richtung ausgezogen.

Beim Augenspiegeln in aufrechtem Bilde ist die Vergrößerung im emmetropischen Meridian von dem Abstand, in welchem gesehen wird, unabhängig (vgl. II, S. 245). Um den Ort des Bildes von *b* (Fig. 122) im Auge des Untersuchers zu finden, zieht man von den Bildern *b'*, *b''* Linien durch den Knotenpunkt *o'* dieses Auges. Wo diese Linien die Netzhaut dieses Auges schneiden, liegt das Bild vom Punkte *b*.

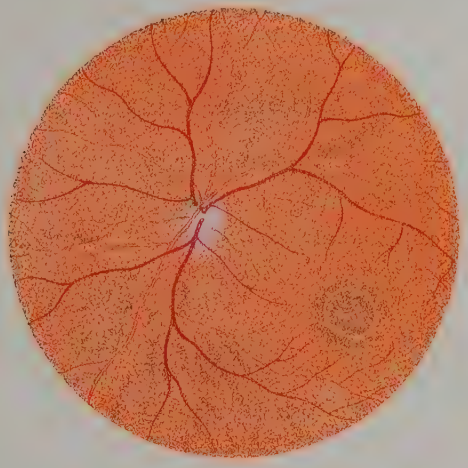
Aus der Figur ist ohne weiteres ersichtlich, daß die Vergrößerung bei der Myopie am stärksten und bei der Hypermetropie am schwächsten ist; die Vergrößerung nimmt bei der Myopie zu, je weiter sich das untersuchende Auge entfernt, und bei der Hypermetropie, wenn sich der Untersucher dem beobachteten Auge nähert: immer bleibt aber die Vergrößerung bei Myopie stärker als bei Hypermetropie, d. h. bei Augenspiegeln in aufrechtem Bilde werden die Konturen immer in der Richtung des am stärksten brechenden Meridians ausgezogen erscheinen.

e. Das Bild des Augengrundes.

Der Teil des Augengrundes, der bei jeder Augenspiegeluntersuchung in erster Linie wahrgenommen wird, ist die sogen. Papille, d. h. der für das Licht unempfindliche blinde Fleck, die Eintrittsstelle des Sehnerven in das Auge. Damit die Papille in das Gesichtsfeld eintrete, muß das untersuchte Auge nach innen gerichtet sein und zwar etwa so, daß es über das gleichnamige Ohr des Beobachters hinblickt.

Das Augenspiegelbild eines normalen Augengrundes ist in Figur 123 dargestellt. Der Augengrund ist rot, nur die Papille ist blaß. An dem roten Grunde heben sich die Netzhautgefäße ab, deren Stämme aus der

Mitte der Papille hervortreten. Die Arterien sind durch ihre hellere rote Farbe sowie durch den stärkeren Lichtreflex von ihrer Oberfläche erkenntlich. Zwischen den Netzhautgefäßen ist der Augengrund je nach der vorhandenen Pigmentmenge hellrot bis braun; besonders in den mehr peripheren Teilen bemerkt man, wie das Gefäßnetz der Aderhaut durchscheint.



Figur 123. Das Augenspiegelbild eines normalen menschlichen Augengrundes, nach Uthoff.

Die Macula centralis retinae enthält keine Gefäße. Sie tritt hervor, wenn das beobachtete Auge gerade in das Auge des Untersuchers blickt. Ihre gelbe Färbung im Leichenauge ist eine postmortale Erscheinung; sie fehlt sowohl im frisch enukleierten Auge, als auch im ophthalmoskopischen Bilde des Augengrundes (Gullstrand).

In astigmatischen Augen ist nach dem schon Ausgeführten die Papille nicht rund, sondern oval, und zwar beim Ophthalmoskopieren in aufrechtem Bilde mit der großen Achse in dem am stärksten brechenden Meridian.

Zweiter Abschnitt.

Die Erregung der Netzhaut und die Gesichtsempfindungen.

Durch die Erregung der Netzhaut werden Veränderungen im Nervensystem hervorgerufen, welche teils unbewußte Vorgänge darstellen und sich durch verschiedene reflektorische Einwirkungen geltend machen, teils als bewußte Empfindungen und Vorstellungen erscheinen. Wie schon oben (II, S. 77) bemerkt, sind diese, hinsichtlich ihrer speziellen Art, aus-

schließlich davon abhängig, wie unsere nervösen Zentren bei der durch den Sehnerven ihnen zugeführten Reizung reagieren. Die Aufgabe der Physiologie der Gesichtsempfindungen an sich besteht also wesentlich darin, die qualitative und quantitative Abhängigkeit der Empfindung usw. von den qualitativen und quantitativen Verschiedenheiten des auslösenden Reizes zu erforschen.

§ 1. Die erregenden Wirkungen verschiedener Lichtstrahlen.

Wenn Sonnenlicht durch einen sehr feinen Spalt in ein dunkles Zimmer fällt und ein Prisma in den Weg der Strahlen gestellt wird, so breitet das feine Strahlenbündel sich zu einem breiteren Bilde, dem Sonnenspektrum aus, welches nunmehr nicht wie das Sonnenlicht weiß, sondern farbig ist, und zwar kommen die Farben dort in folgender Ordnung vor: rot, orange, gelb, grün, blau, indigo und violett. Das Sonnenlicht besteht also aus Strahlen, welche durch das Prisma verschieden stark gebrochen werden, und zwar sind die roten Strahlen am wenigsten, die violetten am stärksten brechbar.

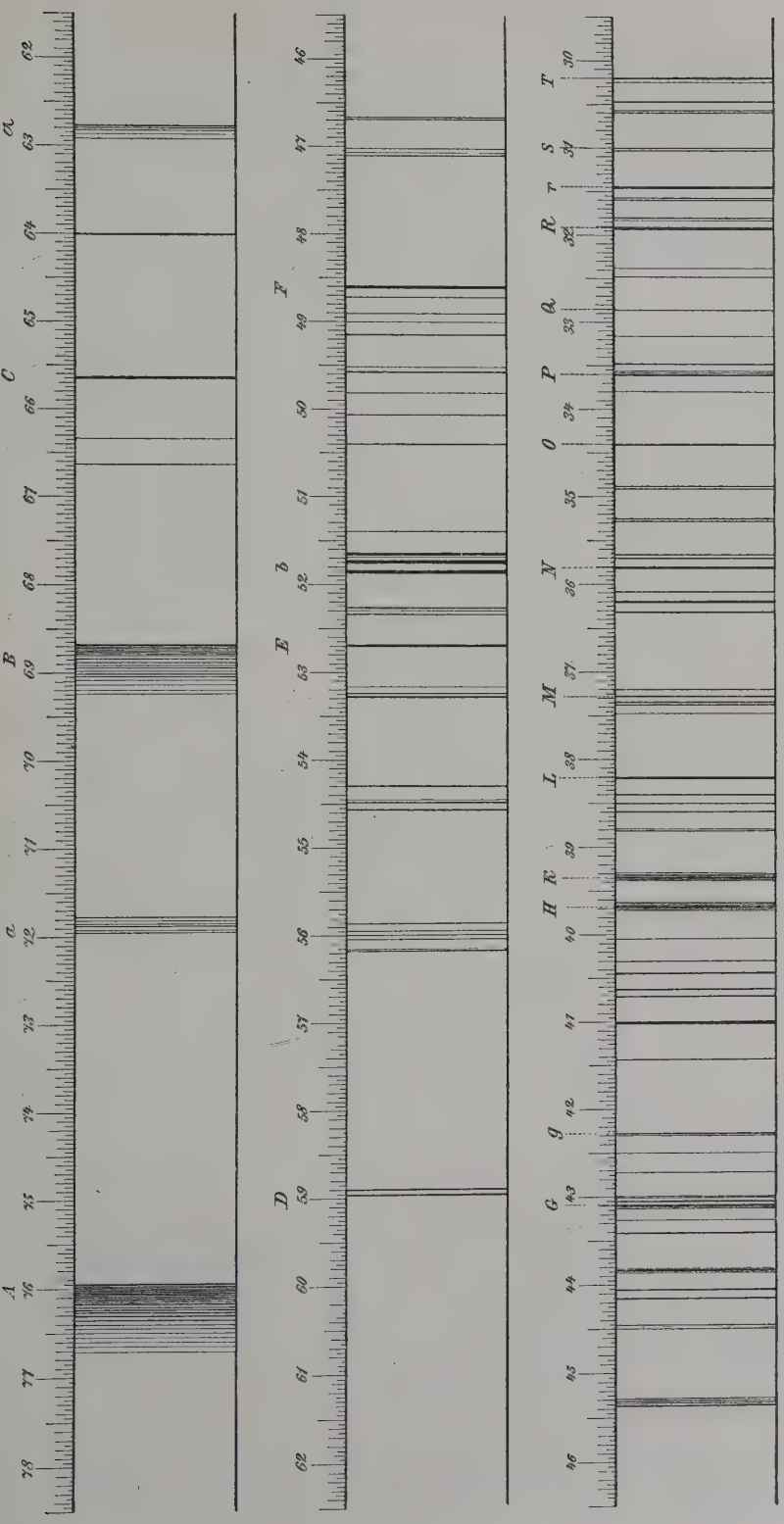
Bei einem möglichst reinen Spektrum des Sonnenlichts findet man, wie zuerst Fraunhofer gezeigt hat, eine große Zahl von dunklen Linien, welche zur genaueren Orientierung im Spektrum dienen, und unter welchen einige, die am stärksten hervortreten, mit den Buchstaben *A*, *B*, *C* usw. bezeichnet werden (vgl. Fig. 124).

Die verschiedene Brechbarkeit der verschiedenen Strahlen ist von ihrer verschiedenen Fortpflanzungsgeschwindigkeit in festen und tropfbar flüssigen Medien bedingt. Sie unterscheiden sich außerdem dadurch, daß ihre Schwingungszahl und also ihre Wellenlänge verschieden ist, und zwar beträgt die letztere für die Strahlen des äußersten Rot (in Millionsteln eines Millimeters, $\mu\mu$) 760 (Linie *A*), und an der äußeren Grenze des Violett 397 (Linie *H*). Die Wellenlängen für die Fraunhoferschen Linien sind aus der Figur 124 ersichtlich.

Das Sonnenspektrum erstreckt sich aber auf beiden Seiten weit über das sichtbare Spektrum hinaus, denn das Sonnenlicht enthält auch Strahlen von größerer Wellenlänge als 760 (ultrarote Strahlen) und von kleinerer Wellenlänge als 397 (ultraviolette Strahlen). Jene sind besonders durch ihre thermischen Wirkungen, diese durch ihre chemischen Wirkungen auf gewisse Silbersalze charakterisiert.

a. Die ultraroten Strahlen.

Wie vom Wasser werden die ultraroten Strahlen auch von den Augenmedien absorbiert, eine starke Absorption findet aber erst von ziemlich großen Wellenlängen an statt, und zwar verläuft bei verschiedenen Wellen-



Figur 124. Das Sonnenspektrum nach Hasselberg. Die Zahlen bezeichnen Wellenlängen in Hunderttausendsteln eines Millimeters. Rot 76—64.7; Orange 64.7—58.6; Gelb 58.6—53.5; Grün 53.5—49.2; Blau 49.2—45.6; Indigo 45.6—42.4; Violett 42.4—39.7.

längen die Absorption in den Augenmedien derjenigen im Wasser ziemlich genau parallel und ist im großen und ganzen gleichgroß in beiden. Für das ganze Auge des Menschen ergibt sich aus den Bestimmungen von Aschkinass, daß erst bei der Wellenlänge (λ) 872 die absorbierte Lichtmenge 10 Proz. des eingefallenen Lichtes beträgt; die Absorption steigt mit einigen Schwankungen bei zunehmender Wellenlänge, ist bei λ 980 60 Proz., sinkt dann wieder ab, erreicht bei λ 1095 den Wert von 34.5 Proz. und erhebt sich dann weiter auf 82 Proz. bei λ 1162; sie ist 93 Proz. bei λ 1205 und wird erst bei λ 1400 vollständig. Die Augenmedien sind also für Strahlen bis weit ins Ultrarot genügend durchlässig. Da diese jedoch, selbst wenn sie stark konzentriert ins Auge einfallen, keine Lichtempfindung verursachen (Tyndall), muß die Netzhaut notwendigerweise gegen dieselben unempfindlich sein. Dies ist für die Netzhaut von sehr großem Nutzen, denn im entgegengesetzten Fall würde die lichtempfindliche Schicht, wie Fick bemerkt, durch die ultrarote Strahlung der Netzhautgefäße ununterbrochen gereizt werden und könnte also nie ausruhen.

b. Die ultravioletten Strahlen.

In bezug auf die Durchlässigkeit der Augenmedien, sowie betreffend die Erregbarkeit der Netzhaut durch die ultravioletten Strahlen sind im Laufe der Zeit die verschiedensten Ansichten ausgesprochen worden.

Nach neueren Untersuchungen von Birch-Hirschfeld wie von Takamine und Takei lassen Hornhaut und Glaskörper ultraviolette Strahlen bis zu einer Wellenlänge von etwa 297—280 $\mu\mu$ hindurch. Dagegen ist die menschliche Linse, wie Brücke schon 1845 bemerkte, für diese Strahlen nur wenig durchgängig, und zwar werden sie hier von etwa λ 370 an vollständig absorbiert. In Übereinstimmung damit steht die von Widmark nachgewiesene Tatsache, daß die Grenze der Sichtbarkeit des Spektrums beim normalen menschlichen Auge in der Regel bei λ 370—395 liegt, und daß sich die Sichtbarkeit des Spektrums nach operativer Entfernung der Linse bis zu λ 313 erstreckt. Bei jungen Augen ist die Ausdehnung des sichtbaren Spektrums nach der ultravioletten Seite hin größer als bei älteren, was mit der bei zunehmendem Alter immer größeren Absorption in der Linse zusammenhängt.

Diejenigen ultravioletten Strahlen, welche trotz der Absorption in der Linse nach der Netzhaut gelangen, scheinen ihrerseits von den Ganglienzellen der inneren Netzhautschichten stark absorbiert zu werden, und solcherart werden die äußeren Schichten der Netzhaut noch weiter vor diesen Strahlen geschützt (Birch-Hirschfeld und Inouye).

Nach Takamine und Takei lassen die Linsen von Hund und Katze ultraviolette Strahlen bis zur Wellenlänge 313 $\mu\mu$ hindurch.

Da die Untersuchungen Widmarks unter Anwendung eines sehr reinen, diskontinuierlichen Gitterspektrums stattfanden und die Angaben der Ver-

suchspersonen sich auf scharf hervortretende Spektrallinien bezogen, folgt endlich, daß die Sichtbarkeit der betreffenden Strahlen nicht von einer Fluoreszenz in den Augenmedien bedingt sein kann, und daß also die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut durch die ultravioletten Strahlen erregbar ist. Ob die Erregung dadurch stattfindet, daß diese Strahlen in den Zapfen und Stäbchen durch Fluoreszenz zuerst in Strahlen von größerer Wellenlänge verändert werden, oder ob sie die Netzhaut direkt erregen, läßt sich nicht bestimmt entscheiden.

Zwischen den ultraroten und den ultravioletten Strahlen findet sich also der bemerkenswerte Unterschied, daß jene durch die Augenmedien hindurchgehen, die Netzhaut aber nicht erregen, während diese die Netzhaut erregen, gewöhnlich aber zum größten Teil von den Augenmedien absorbiert werden.

Letzteres ist jedenfalls ein Vorteil, denn wegen der starken Brechbarkeit der ultravioletten Strahlen würde die chromatische Abweichung im Auge sonst so beträchtlich sein, daß dadurch die Schärfe des Bildes in einem bedeutenden Grade leiden müßte (Fick).

Betreffend die Röntgen-Strahlen wird von Dorn und anderen angegeben, daß sie bei genügender Intensität in gewissem Maße sichtbar sind.

c. Die leuchtenden Strahlen.

Verschiedene Lichtquellen enthalten in verschiedener gegenseitiger Menge die verschiedenen Lichtstrahlen, was schon daraus hervorgeht, daß z. B. das Strontiumlicht rot, das Natriumlicht gelb ist usw. Wenn das Licht von einer solchen Flamme durch ein Prisma gebrochen wird, so erhält man damit übereinstimmend kein kontinuierliches Spektrum, sondern ein Spektrum, welches aus mehr oder weniger zahlreichen distinkten, leuchtenden Linien besteht, welche für die verschiedenen chemischen Elemente charakteristisch sind.

Die Farbe von nicht selbstleuchtenden Körpern wird durch diejenigen Strahlen bestimmt, welche von diesen vorzugsweise reflektiert oder, bei durchsichtigen Körpern, durchgelassen werden. Wenn z. B. eine Fläche rot ist, so wird dies dadurch verursacht, daß sie unter allen auf sie fallenden Lichtstrahlen die roten in einem verhältnismäßig höheren Grade als die übrigen zurückwirft. Ebenso ist ein rotes, durchsichtiges Glas rot, weil es unter den auf dasselbe fallenden Strahlen hauptsächlich die roten durchläßt. Hierbei muß aber ganz besonders betont werden, daß jede Fläche, welche Farbe sie auch haben mag, in der Regel Strahlen jeder Wellenlänge zurückwirft, bzw. bei durchsichtigen Körpern durchläßt; es ist aber die relative Stärke dieser Reflexion bzw. Durchlässigkeit, welche die Farbe bestimmt.

Durch zweckmäßige Kombination von mit Anilinpräparaten gefärbten Gelatinetafeln ist es indes Kirschmann gelungen, den durchgelassenen Teil des Lichtes auf so geringe

Breite zu reduzieren, daß er ebenso gut als homogen gelten kann wie eine durch Abblendung separierte Partie des Spektrums.

Wenn die Lichtstrahlen, welche auf eine Fläche fallen, alle in derselben relativen Stärke wie in dem von der (farblosen) Lichtquelle ausgehenden Licht von derselben zurückgeworfen werden, so erscheint die Fläche weiß, grau oder schwarz, je nachdem die Menge der reflektierten Strahlen größer oder geringer ist. Mutatis mutandis gilt dasselbe natürlich auch von durchsichtigen Körpern.

Gleichgültig, ob die Fläche gefärbt oder weiß, ist ihre Helligkeit von der Menge der von ihr reflektierten Strahlen abhängig: eine hellrote Fläche reflektiert viel Licht, darunter aber in verhältnismäßig großer Menge die roten Strahlen; eine dunkelrote Fläche reflektiert ebenfalls in der relativ größten Menge dieselben Strahlen, die absolute Lichtmenge, die von ihr reflektiert wird, ist aber verhältnismäßig gering.

Aus dem hier Angeführten geht endlich hervor, daß das sogen. weiße Licht immer aus Strahlen verschiedener Wellenlänge zusammengesetzt ist, sowie daß wir völlig reine Farben eigentlich nur in einem reinen Spektrum bekommen können.

§ 2. Die funktionellen Veränderungen der Netzhaut.

a. Der Sehpurpur.

Wenn man die Netzhaut eines genügend lange im Dunkeln gehaltenen Wirbeltieres untersucht, so findet man, daß die Netzhaut desselben eine purpurne oder rote Farbe hat, welche Farbe durch die Einwirkung des Lichtes erbleicht (Boll, 1876). Die näheren Kenntnisse über diesen Gegenstand verdanken wir vor allem Kühne.

Von den sichtbaren Strahlen des Spektrums läßt der Sehpurpur die roten und violetten gut durch, die dazwischen liegenden werden aber absorbiert und unter diesen (bei den Säugetieren, Vögeln und Amphibien) die blaugrünen (λ 500 $\mu\mu$) am stärksten.

Ans Tageslicht gebracht, verliert die Netzhaut ihre Farbe bis zur reinen Farblosigkeit.

Dabei wird, wie Versuche sowohl an der aus dem Auge entfernten Netzhaut als auch am lebenden Auge und an Lösungen von Sehpurpur erwiesen haben, ein neuer Farbstoff, das Sehgelb, gebildet, welches sich durch die Zunahme der Absorption im violetten Lichte wie durch die Abnahme der Absorption im übrigen Teil des Spektrums kennzeichnet (Kühne, Garten).

Durch Aufenthalt im Dunkeln wird die Farbe wieder erzeugt.

Wenn die Entfärbung des Purpurs nicht weiter als bis zur Bildung von Sehgelb geht, kann selbst in der isolierten Netzhaut aus diesem eine

Neubildung von Sehpurpur stattfinden. Hierbei scheint das Pigmentepithel der Netzhaut tätig zu sein (vgl. unten). Indes hat das Pigment an sich keinen Anteil hieran, da die Regeneration auch bei albinotischen Augen erscheint.

Der Sehpurpur kommt nur in den Stäbchenaußengliedern vor; er fehlt in den Zapfen und also auch in der zentralen Grube der Netzhaut vollständig. Diese Tatsache sowie die verhältnismäßig lange Zeit, welche die Farbe zu ihrer Regeneration nötig hat — das Kaninchenauge braucht dazu etwa 30—40 Minuten — scheint ziemlich bestimmt dafür zu sprechen, daß der Sehpurpur beim direkten Sehen des helladaptierten Auges keine Bedeutung haben dürfte, um so mehr aber bei dem Sehen des dunkeladaptierten Auges, wo gerade die Stäbchen die wesentliche Rolle spielen (vgl. unten S. 268). Die von Helmholtz gefundene Fluoreszenz der Netzhaut im ultravioletten Licht wird nicht durch den Sehpurpur hervorgerufen, denn die Stäbchenschicht fluoresziert ungebleicht sehr schwach, bedeutend stärker aber, nachdem sie durch Licht vollkommen entfärbt wird. Es dürfte also ein Bleichungsprodukt des Sehpurpurs sein, welche die Fluoreszenz in erster Linie bedingt.

Die Netzhautfarbe widersteht kadaverösen Prozessen, Fäulnis und manchen chemischen Einwirkungen, wird aber von vielen Reagentien, Kalk- und Barytwasser, Ätzkali, fast allen Säuren usw. aufgehoben. Von besonderem Interesse ist es, daß die meisten energischen Oxydations- und Reduktionsmittel nichts über den Sehpurpur vermögen.

Figur 125. Netzhautphotographie, nach Kühne.

Unter Umständen läßt sich die Farbe jedoch mehr oder minder verändert fixieren. Wird z. B. eine in Alaun gehärtete Kaninchennetzhaut im Dunkeln getrocknet und länger über Schwefelsäure aufbewahrt, so verwandelt sich ihr schönes Rosarot, wenn man sie wieder befeuchtet, an der Sonne allmählich wohl in Rot, Orange und Gelb, aber es ist schwer, dieses Gelb durch Licht so viel zu zerstören, daß von der Farbe nichts mehr kenntlich bleibt.

Diesen Eigenschaften des Sehpurpurs verdanken wir die Möglichkeit, ein äußeres Objekt auf die Netzhaut zu photographieren. Ein Beispiel einer solchen Photographie gibt uns die Figur 125.

Auf der Oberfläche der Stäbchen, selten auch der Zapfen, hat Kolmer eine Menge größere oder kleinere Tröpfchen beobachtet, die indessen bei Fröschen, die dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt waren, fehlten. Er faßt sie als Produkte eines in den Pigmentzellen der Netzhaut stattfindenden sekretorischen Prozesses auf und bemerkt, daß sie möglicherweise Ersatzstoffe für die Sehelemente (den Sehpurpur) darstellen könnten.

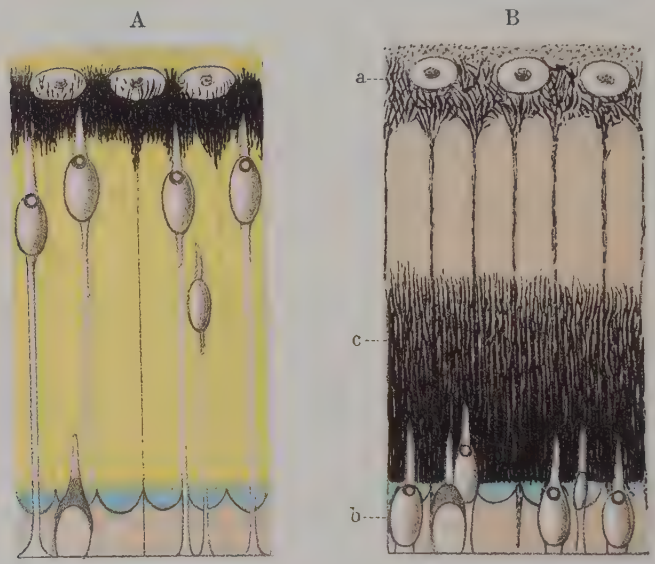
Endlich ist zu erwähnen, daß auch in bezug auf die Färbungserscheinungen, beim Färben der Netzhaut zu histologischen Zwecken, zwischen belichteten und unbelichteten Netzhäuten konstante Unterschiede sich vorfinden: alle sauren Farbstoffe färben in der nichtbelichteten Netzhaut die Zapfenellipsoide sehr lebhaft, während sie auf die gebleichte Netzhaut kaum eine Wirkung ausüben (Birnbacher).

b. Morphologische Veränderungen bei der Netzhaut.

Wenn man das mikroskopische Präparat von der Netzhaut eines im Dunkeln aufbewahrten Frosches mit einem solchen eines dem Licht ausgesetzten vergleicht, so findet man zwischen beiden sehr beträchtliche Unterschiede.

Ein Durchschnitt der Netzhaut eines Frosches, welcher etwa eine halbe Stunde der Einwirkung des Lichtes ausgesetzt gewesen ist, zeigt, wie die Innenglieder der Zapfen nahe an der Membrana limitans externa gezogen sind, während in der Netzhaut des Dunkelfrosches die Zapfeninnenglieder zum weitaus größten Teil im mittleren Drittel der Stäbchenschicht, ja noch weiter nach außen, nahe den Körpern der Pigmentzellen gewandert sind. Die Zapfeninnenglieder verkürzen sich also unter der Einwirkung von Licht und verlängern sich im Dunkel (Engelmann und van Genderen Stort; vgl. Fig. 126).

Die Kontraktion des Innengliedes scheint bei den kaltblütigen Wirbeltieren wie auch bei den Vögeln stärker ausgeprägt als bei den Säugetieren



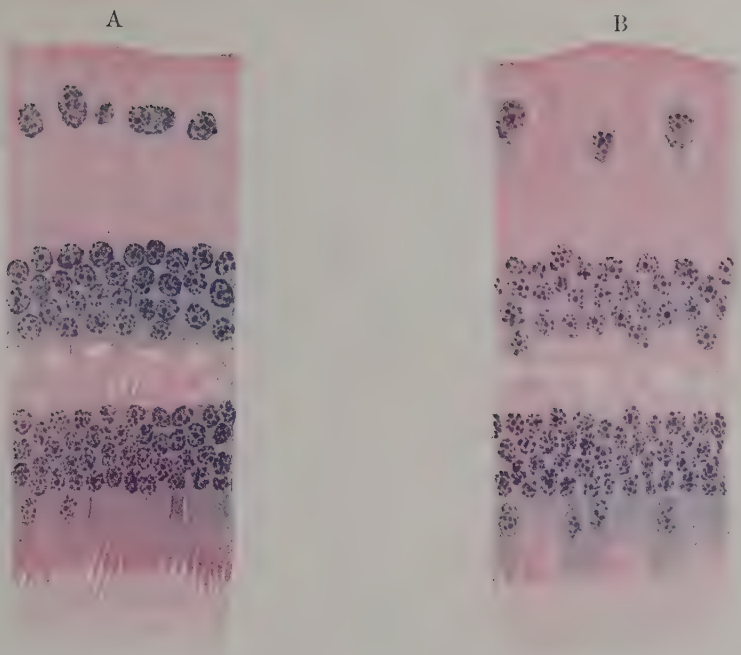
Figur 126. Durchschnitt der Netzhaut des Frosches, nach Engelmann. A, nach ein- bis zweitägigem Aufenthalt des Tieres in völligem Dunkel. B, nach 24stündigem Verweilen im Dunkel eine halbe Stunde hellem diffusem Tageslicht ausgesetzt.

zu sein, und beim Affen konnte Garten nur einen ganz geringen Unterschied zugunsten des Hellauges nachweisen (Fig. 127). In stäbchenfreien Augen (wie z. B. dem des Chamäleons) ist entweder gar keine oder eine ganz geringe Zapfenbewegung vorhanden.

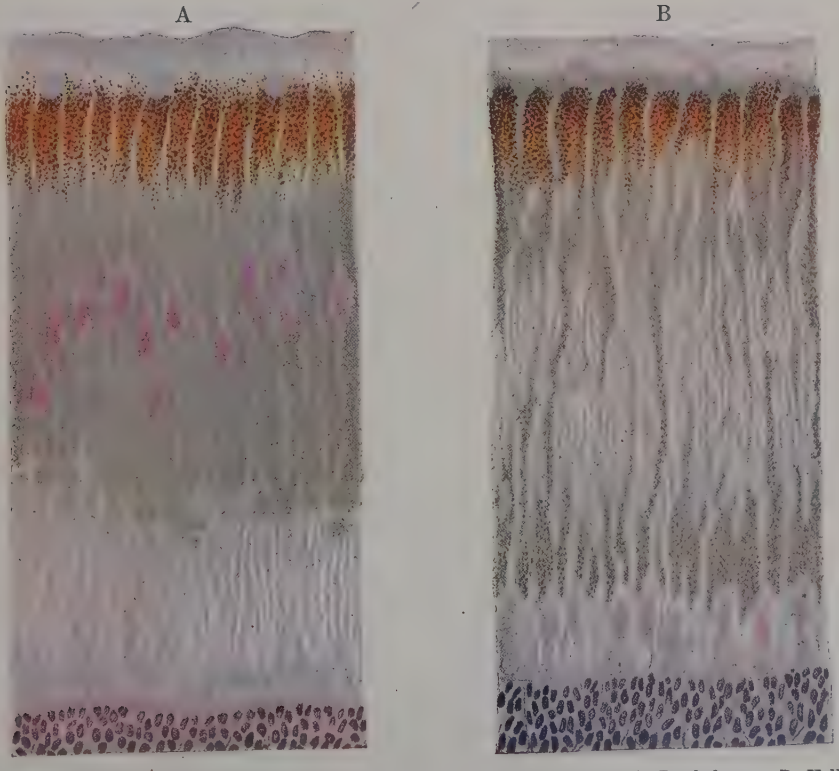
Die Geschwindigkeit dieser Bewegungen ist derart, daß (beim Frosch) zum Eintritt einer maximalen Zapfenkontraktion bei mittlerer Lichtstärke eine Belichtungsdauer von etwa $2^1/_2$ Minuten erforderlich ist (Herzog). Die Streckung nach plötzlicher Verdunkelung scheint im allgemeinen langsamer als die Verkürzung zu verlaufen.

Unter den verschiedenen Strahlen des Spektrums üben die weniger brechbaren, insbesondere die roten, eine schwächere Wirkung als die stärker brechbaren aus.

Auch bei den Stäbchen sind bei verschiedenen Fischen und Tagvögeln entsprechende Bewegungen unter dem Einfluß des Lichtes beobachtet worden. Indessen ist die Bewegungsrichtung gerade entgegengesetzt, indem nämlich



Figur 127. Durchschnitt der Netzhaut vom Cercopithecus, nach Garten. A, Dunkelauge. B, Hellauge.



Figur 128. Durchschnitt der Netzhaut von Abramis brama, nach Garten. A, Dunkelauge. B, Hellauge. Man erkennt in B, wie das im Leibe und in den Fortsätzen der Pigmentzellen enthaltene Guanin (grau) bis zu den Zapfenellipsoïden (rot) herabgestiegen ist, wie die Stäbchen (lila) sich gegen das Pigmentepithel bewegt haben und wie sich die Zapfeninnenglieder verkürzt haben. Alle diese Verhältnisse sind bei A ganz umgekehrt.

die Stäbchen sich beim Dunkel verkürzen und im Licht gegen das Pigmentepithel strecken (s. Fig. 128).

Endlich tritt beim Pigmentepithel der Netzhaut, wie zuerst von Boll und Kühne nachgewiesen wurde, unter dem Einfluß des Lichtes eine Veränderung auf, indem jetzt das Pigment größtenteils die Zellbasis verläßt, um sich in großen Mengen in den inneren Enden der Fortsätze anzuhäufen, während beim Dunkelauge der Farbstoff sich im Zellleibe ansammelt (s. Fig. 126). Diese Bewegung ist besonders bei den Fischen, dem Frosch und der Taube sehr umfangreich, dagegen bei den Säugetieren nur unbedeutend, so daß sie beim Affen im günstigsten Falle gerade wahrnehmbar ist.

Auf Grund von physiologischen Beobachtungen hat Klein indessen gesucht nachzuweisen, daß auch beim Menschen das Pigmentepithel ausgiebige Bewegungen macht.

Die Lageveränderungen der Zapfen scheinen nicht direkt vom Licht, sondern durch die Einwirkung gewisser, saurer Stoffwechselprodukte, die sich unter dem Einfluß des Lichtes bilden, hervorgerufen zu werden (Dittler). Außerdem sind sie wie auch die Veränderungen des Pigmentepithels zu einem gewissen Grade vom Nervensystem abhängig. Allerdings erscheinen die Lichtwirkungen auf das Auge auch, wenn das Gehirn zerstört wird, d. h. durch direkte Einwirkung auf die Netzhaut selbst. Bei intaktem Nervensystem treten aber diese Veränderungen in den beiden Augen auf, auch wenn nur das eine Auge belichtet wird. Es muß also eine durch Nervenbahnen vermittelte Assoziation der Zapfen und Pigmentzellen beider Augen stattfinden. Auch durch Belichtung der Körperhaut erscheinen ähnliche Veränderungen.

Diese Reflexe können durch keine anderen zentrifugalen Nervenfasern als solche, die im Opticus verlaufen, hervorgerufen werden, und man hat durch direkte periphere Reizung des Opticus ähnliche Bewegungen erzielt. Im Opticus müssen also zentrifugale Fasern verlaufen; nach anatomischen Untersuchungen würden diese Fasern aus dem Corp. quadrig. ant. entspringen und um die Zellen der Körnerschichten verzweigt endigen.

Daß die hier besprochenen morphologischen Veränderungen keine direkte Bedeutung bei der vom Licht bewirkten Reizung der Netzhaut haben können, folgt ohne weiteres aus ihrem trägen Verlauf. Jedenfalls können sie für den Sehakt nicht ganz belanglos sein, und Garten hat, von der Voraussetzung ausgehend, daß die Zapfen den Hellapparat und die Stäbchen den Dunkelapparat des Auges darstellen (vgl. unten S. 268), über die physiologische Bedeutung dieser Veränderungen folgende Anschauung entwickelt.

Durch die im Licht stattfindende Annäherung der Zapfeninnenglieder an der Membrana limitans externa kommt der optische Apparat des Zapfens der Bildebene möglichst nahe. Das gleichzeitige Hinunterrücken des Pigments verhindert, daß eine größere Strahlenmenge aus den Zapfen in die seitlichen Nachbarteile übertrete, was besonders dann eintreffen würde, wenn die Zapfen breit sind und, wie bei den Fischen, ein stark lichtbrechendes Ellipsoïd besitzen, sowie auch bei schlanken Zapfen, wenn durch Öltropfen die Strahlen an der Grenze des Außengliedes eine starke Brechung erfahren. Bei den Säugetieren ist die Zapfenbewegung nur sehr gering und auch das Pigment spärlich entwickelt. Die Zapfen sind aber in den zentralen Teilen der Netzhaut verhältnismäßig schmale Gebilde, und ihre Außenglieder erfahren nur eine schwache Verschmälerung gegen die Spitze zu. Diese liegt ihrerseits nur wenig tiefer als die Enden der Stäbchenaußenglieder, und es wird also das aus der Zapfenspitze austretende Licht nur den pigmentierten Leib der Pigmentzelle treffen. Auf Grund dieser und anderer

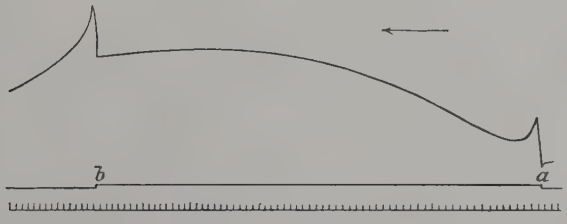
Umstände wird der Austritt des Lichtes nach den Seitenteilen bei den Säugetieren ebenso gut oder besser als bei den niederen Wirbeltieren vermieden.

Im Dunkel sind die Zapfen nicht erregbar, und bei Tieren, wo sie größere Ortsveränderungen erfahren, räumen sie dann dem Stäbchen das Feld, indem sie sich nach dem Pigmentepithel hin bewegen. Die Stäbchen bleiben allein in der Nähe der Membrana limitans ext., und die hier befindlichen gleichmäßigen, zylindrischen, stark lichtbrechenden Gebilde, die in einer schwach lichtbrechenden Masse eingebettet liegen, können keine zu starke Lichtverbreitung zustande bringen.

Dieser Auffassung nähert sich die von Herzog ausgesprochene Ansicht, daß die Bewegungen der Zapfen eine Einrichtung darstellen, die je nach dem Bedürfnis den Hellapparat des Auges ein- oder ausschaltet.

c. Elektrische Erscheinungen.

Im Jahre 1866 zeigte Holmgren, daß die isolierte Netzhaut Sitz eines einsteigenden elektrischen Stromes (Stäbchen und Zapfen negativ zur inneren Fläche der Netzhaut) war, sowie daß dieser Strom bei Belichtung oder wenn das Licht wieder entfernt wurde, eine deutliche Intensitätsschwankung erlitt, die bei verschiedenen Tieren in verschiedener Weise verlief.



Figur 129. Aktionsstrom eines dunkeladaptierten Froschauges, nach v. Brücke und Garten. Untere Linie Zeit in Sekunden; das Auge wird von *a* bis *b* belichtet.

Die fortgesetzten Untersuchungen über diesen Gegenstand haben unsere hierhergehörigen Kenntnisse in hohem Grade erweitert. Da eine eingehende Darstellung derselben indes hier nicht angezeigt ist, werde ich mich auf die Wiedergabe der jüngst von Gotch (mit dem Kapillarelektrometer), Piper (mit dem Saitengalvanometer und dem Kapillarelektrometer), v. Brücke und Garten, Einthoven und Jolly (mit dem Saitengalvanometer) ermittelten Resultate beschränken.

Am Frosch erscheint bei Belichtung mit weißem Lichte nach einer Latenzdauer, die je nach der Stärke der Reizung zwischen 0.03 bis 0.14 Sekunde variieren kann, eine schnell verlaufende, im allgemeinen äußerst schwache negative Schwankung (Stromrichtung vom vorderen zum hinteren Augenpol), auf welcher eine viel stärkere positive Schwankung auftritt.

Nach erreichtem Maximum sinkt die positive Schwankung beim helladaptierten Auge anfangs ziemlich rasch ab, um dann während der weiteren Dauer der Belichtung ganz allmählich abzunehmen. Unter möglichst normalen Verhältnissen bleibt der Strom während der Belichtung auf einem fast konstanten Wert.

Wenn die Reizung nicht zu schwach ist, beginnt am dunkeladaptierten Auge nach dem ersten Herabsinken eine neue, langsam erfolgende Zunahme des Stromes, und zwar kann diese die während der ersten positiven Schwankung erreichte Größe um das Doppelte bis Dreifache übersteigen (Fig. 129); bei ununterbrochener Belichtung

dauert die Rückkehr des Stromes zum Anfangswert 2 bis 3mal so lange wie der Anstieg.

Wenn die Belichtung nicht kürzer als 1 Sekunde gedauert hat, zeigt sich bei Abblendung des Lichtes eine neue positive Schwankung, welche ihr Maximum schnell erreicht und dann allmählich auf den Ruhewert herabsinkt.

Bei verschiedenfarbigen Lichtern treten ganz entsprechende Erscheinungen auf. Wird die Netzhaut zuerst mit Licht einer bestimmten Wellenlänge gereizt und kommt dann bei fortdauernder Reizung Licht von einer anderen Wellenlänge hinzu, so stellt sich eine Art von Summation ein, indem durch die zweite Reizung der Ausschlag im Elektrometer plötzlich zunimmt.

In den Versuchen von Einthoven und Jolly betrug die Stärke des Aktionsstromes bis zu 0.0012 Volt.

Bei den Vögeln verhalten sich die Netzhautströme im großen und ganzen in derselben Weise wie beim Frosch.

Bei den Säugern fehlt bei der Belichtung in der Regel die erste negative Schwankung vollständig oder ist doch sehr nahe der Grenze der Merklichkeit; nur beim Affen (Macacus) ist sie deutlicher, aber, verglichen mit den Amphibien- und Vogelaugen, immer noch sehr schwach ausgeprägt.

Die positive Verdunkelungsschwankung wird bei Katze, Kaninchen und Hund vermißt und ist beim Macacus sehr klein (Piper); statt dessen erscheint bei diesen Tieren bei der Verdunkelung eine ausgesprochene negative Schwankung (Garten und v. Brücke; Piper).

Bei intermittierender Reizung zeigt der Netzhautstrom Oszillationen, welche bis zu einer gewissen Grenze mit den Reizen synchronisch sind, und zwar ist jede Oszillation beim Frosch- und Vogelauge aus einer negativen Belichtungsschwankung und einer positiven Verdunkelungsschwankung zusammengesetzt; beim Säugetierauge besteht die Oszillation der Hauptsache nach aus den bei der Belichtung auftretenden positiven Schwankungen des Netzhautstromes (Piper).

Die Latenzdauer der positiven Belichtungsschwankung beträgt bei den Säugern etwa 0.03—0.05 Sek. (Piper).

Das ganze Verhalten der bei Belichtung und Verdunkelung auftretenden Schwankung des Netzhautstromes, sowie die Tatsache, daß die Schwankung auch hinsichtlich ihrer Stärke mit der Stärke des Lichtreizes gesetzmäßig variiert (Waller, Jolly), zeigen, daß dieselbe in einer sehr nahen Beziehung zum Akte der Erregung stehen muß.

Zu bemerken ist auch, daß am isolierten Froschauge die Stromschwankung bei Sauerstoffmangel aufhört, um bei Sauerstoffzufuhr wieder zu erscheinen (Westerlund).

Die nähere Analyse der hierhergehörigen Erscheinungen hat außerdem mit großer Wahrscheinlichkeit ergeben, daß gerade die Sehzellen (die Zapfen und Stäbchen) die Träger der elektromotorischen Wirkungen sind. Dafür sprechen ganz besonders die von Beck und Piper studierten galvanischen Vorgänge in der Netzhaut vom Cephalopoden Eledone moschata, weil diese lediglich aus Stäbchenzellen besteht, während sich die anderen Netzhautschichten in den NN. optici und im Ggl. opticum vorfinden.

Der komplizierte Verlauf der betreffenden Stromschwankungen zeigt, daß die entsprechenden Vorgänge im Auge ziemlich verwickelter Natur sein müssen; eine Besprechung der zu ihrer Deutung entwickelten Hypothesen würde uns indessen zu weit führen.

§ 3. Der Verlauf der Erregung in der Netzhaut.

Um den Verlauf der Erregung in der Netzhaut festzustellen, haben wir, mit Ausnahme des im vorhergehenden Paragraphen studierten Aktionsstromes, keine objektiven Anzeichen, sondern müssen uns auf die subjektiv wahrgenommenen Erscheinungen beschränken. Zu einem wie großen Teil diese von Vorgängen in der Netzhaut selbst oder von solchen in den vielen übrigen zum Hervorrufen einer bewußten Gesichtsempfindung notwendigen Teilen des Nervensystems verursacht sind, darüber läßt sich nur betreffend gewisse Einzelheiten etwas Bestimmtes sagen.

Wenn im folgenden nichts anderes ausdrücklich bemerkt wird, so beziehen sich daher die Angaben und Erörterungen auf die gesamten, bei der Gesichtsempfindung beteiligten Körperteile.

Wenn Licht in das Auge fällt, so erreicht die Empfindung nicht augenblicklich ihre volle Stärke, sondern es verstreicht eine gewisse Zeit bis zum Maximum der Erregung. Und umgekehrt, wenn das Licht gelöscht wird, so verschwindet nicht die Empfindung augenblicklich, sondern erst nach einer meßbaren Zeit.

Das letztere ist sehr leicht zu beweisen. Wenn man einen Augenblick in eine helle Lichtflamme blickt, dann plötzlich die Augen schließt und sie mit der Hand bedeckt oder in einen sehr dunklen Hintergrund blickt, so sieht man auf dem dunklen Grunde eine helle Erscheinung von der Gestalt des vorher gesehenen hellen Körpers, welche allmählich verblaßt und dabei auch ihre Farbe verändert. Man nennt diese Erscheinung, bei welcher die hellen Teile des Objekts hell, die dunklen dunkel sind, ein positives Nachbild. Ein solches Nachbild hat im ersten Augenblicke die Farbe des Objektes und zeigt oft sehr genau noch die einzelnen Teile des Objektes in richtiger Gestalt und Schattierung. Das Nachbild eines weißen Objektes klingt farbig ab, und zwar geht es nach Helmholtz durch grünliches Blau in Indigo, später in Violett und Rosa über; dann folgt ein schmutziges Orange, welchem sich oft noch ein schmutziges Gelbgrün anschließt.

Bei einer kurzdauernden Reizung mittels einer bewegten Lichtquelle werden beim Abklingen der Erregung folgende Phasen unterschieden (Hess): 1. die primäre Erregung; 2. ein kurzes, dunkles Intervall; 3. ein kurzdauerndes, zum Reizlichte im allgemeinen komplementäres Nachbild, heller als die Umgebung; 4. ein längeres, dunkles Intervall; 5. ein längerdauerndes, dem Reizlichte gleichgefärbtes, wenig gesättigtes Nachbild, heller als die Umgebung, aber weniger hell als Phase 3; 6. ein längerdauerndes, dunkles Nachbild, das meist nicht unmittelbar nach dem Schwinden der Phase 5 deutlich sichtbar wird, sondern erst eine kurze Zeit später. Die Dauer der ersten drei Phasen beträgt insgesamt nur etwa $^1/_4$—$^1/_2$ Sekunde, die der 4. Phase etwa $^1/_2$ Sekunde; die 5. und 6. Phase sind beträchtlich länger, und zwar dauert die letzte rund 10 Sekunden.

Zwischen der 1. und 2. Phase sind nach Dittler und Eisenmeier noch zwei Phasen einzuschalten, zuerst ein sehr kurzes, etwa $^1/_{25}$ Sekunde langes dunkles Intervall und ihm folgend eine helle, bei farbigem Reizlicht diesem gleichgefärbte Phase.

Betreffend die theoretische Deutung dieser Erscheinungen ist noch keine Übereinstimmung zwischen den Autoren erzielt worden.

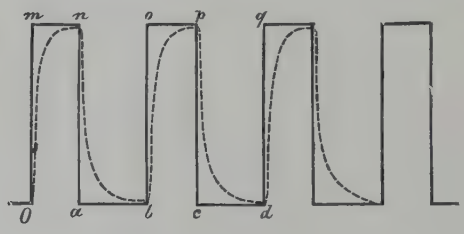
Der Nachweis, daß auch das Ansteigen der Empfindung eine gewisse Zeit braucht, ist nicht viel schwieriger.

Zu diesem Zwecke brauchen wir nur eine mit schwarzen und weißen Sektoren überzogene kreisrunde Scheibe in Rotation zu versetzen, indem wir sie z. B. auf einen einfachen Kreisel kleben (Fig. 130). Die weißen Sektoren entsenden viel Licht in das Auge, während die schwarzen als völlig lichtlos aufgefaßt werden können, da die von ihnen reflektierte Lichtmenge sehr gering ist.

Bei einer geringen Rotationsgeschwindigkeit treten die schwarzen und weißen Sektoren deutlich voneinander isoliert hervor. Wird die Geschwindigkeit größer, so werden die Ränder der Sektoren verwischt, und zwar gilt dies sowohl von den vorderen als den hinteren (nach der Richtung der Rotation gerechnet) Rändern. Hierin liegt der Beweis dafür, daß die Erregung der Netzhaut nicht augenblicklich ihr Maximum erreicht, denn dann müßten sich die vorderen Ränder der weißen Sektoren ganz scharf abzeichnen, während nach dem, was wir über das Abklingen der Reizung schon bemerkt haben, es ganz selbstverständlich ist, daß die hinteren Ränder undeutlich werden sollen (vgl. die unterbrochene Linie in Fig. 131).

Bei einer größeren Rotationsgeschwindigkeit finden die von den weißen Sektoren ausgehenden Strahlen nicht mehr die genügende Zeit, um auch für einen noch so kurzen Augenblick das Maximum der Erregung hervorzurufen, das Licht wird aber andererseits von den schwarzen Sektoren nie vollständig gelöscht, und die Helligkeit der schwarzen und weißen Sektoren oszilliert nun um einen mittleren Wert. Von einer gewissen Geschwindigkeit an erscheint die ganze Scheibe gleichmäßig grau, und zwar ist ihre Helligkeit derjenigen gleich, welche entstehen würde, wenn das von den weißen Sektoren reflektierte Licht gleichmäßig über die ganze Scheibe verteilt würde.

Figur 130. Nach Helmholtz.



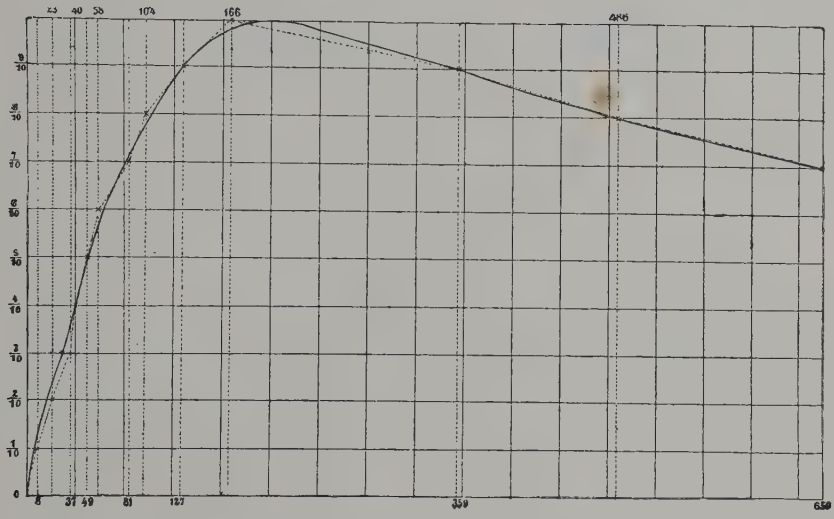
Figur 131. Nach Fick.

Wenn eine Netzhautstelle also in regelmäßig periodischem Wechsel während einer gewissen Zeit a durch Strahlen von einer gewissen Intensität getroffen wird und während einer gewissen Zeit b vollständig unbestrahlt bleibt, so wird bei genügend kurzer Dauer der ganzen Periode $a+b$ die Empfindung eine völlig stetige und von einer Stärke, die innerhalb gewisser Grenzen wenigstens einer andauernden Reizung der Netzhaut durch eine Strahlung von der Intensität $a/(a+b)$ entspricht (Talbots Satz). Die Dauer der Periode $a+b$ braucht bei mittlerer Lichtstärke nicht kürzer als 0.04 Sekunde zu sein. Beim dunkeladaptierten Auge kann sie (s. unten S. 265) wesentlich länger sein; andererseits kommt bei möglichst kurzen Lichtreizen von hoher Intensität eine Verschmelzung erst bei 160 Reizen in der Sekunde zustande (Cords).

Betreffend den zeitlichen Verlauf der Erregung haben Exner und andere gefunden, daß das Maximum der Erregung um so früher eintritt, je stärker das Licht

ist. Über die Zeitdauer des Anstieges sind die Angaben der verschiedenen Autoren ziemlich verschieden, jedenfalls beansprucht diese Zeit nur Bruchteile einer Sekunde, wie z. B. in dem in Figur 132 graphisch wiedergegebenen Falle etwa 0.217 Sekunde. Von da ab wird, wie aus der Figur ersichtlich, die Erregung wegen der eintretenden Ermüdung allmählich schwächer, und die Kurve sinkt nach einer mehr oder weniger breiten Kuppel langsam ab. Ein kurzdauerndes Licht ruft also eine stärkere Reizwirkung als die dauernde Belichtung mit derselben Reizstärke hervor, und zwar können die hierbei auftretenden Differenzen sehr bedeutend sein (vgl. auch § 4). Übrigens zeigt sich die beginnende Ermüdung schon während der aufsteigenden Phase dadurch, daß die Kurve von ihrem geradlinigen Verlauf abweicht und sich in langsamer Steigerung ihrem Maximum annähert.

Auch für reine Farben gilt, daß die Erregung, um ihr Maximum zu erreichen, eine gewisse Zeit fordert. Die verschiedenen Farben rufen



Figur 132. Die Erregung der Netzhaut als Funktion der Zeit, nach Exner. Die Abszisse bezeichnet die Zeit, die Ordinaten die Empfindungsstärke.

aber nicht in einer und derselben Zeit das Maximum der Erregung hervor und klingen auch nicht in genau derselben Zeit ab. Dies geht z. B. daraus hervor, daß die aus weißen und schwarzen Sektoren bestehende Scheibe (Fig. 130) bei einer gewissen mittleren Rotationsgeschwindigkeit flimmert, d. h. die Ränder der Sektoren sind nicht allein undeutlich, sondern zeigen außerdem ein Spiel von allen möglichen Farben. Wir haben hier ein Mittel, ohne Prismen oder andere derartige Vorrichtungen das weiße Licht subjektiv in seine Komponenten zu zerlegen.

Die Tatsache, daß verschiedene Farben eine verschieden lange Zeit brauchen, um das Maximum der Erregung zu bewirken, geht noch deutlicher daraus hervor, daß ein Spektrum ganz farblos und am roten Ende verkürzt erscheint, wenn man es eine überaus kurze Zeit betrachtet. Dauert die Einwirkung etwas länger, so scheint das Spektrum aus einem roten und blauen Teil zu bestehen, und zwar sind die bei dauernder Betrachtung grünen, blauen und violetten Strahlen nunmehr alle blau. Auf

annähernd gleiche physiologische Intensität gebracht, bringen die roten Strahlen am schnellsten die volle Erregungsstärke zuwege, weniger schnell die blauen und am wenigsten schnell die grünen (KUNKEL).

Die hier besprochenen Erscheinungen haben im alltäglichen Leben eine sehr große Bedeutung, denn aus dem verhältnismäßig trägen Verlauf der Erregung des Sehorgans folgt, daß wir mit dem unbewaffneten Auge eine einigermaßen schnelle Bewegung nie in ihren Einzelheiten verfolgen können. Statt dessen erhalten wir von derselben nur einen mehr oder weniger verwischten Eindruck, und die Haltung eines laufenden Pferdes, wie sie die Momentphotographie wiedergibt, ist uns vollkommen fremd.

Wenn wir die in regelmäßigen und nicht allzu langen Intervallen aufgenommenen Bilder einer Bewegung, z. B. der eines laufenden Pferdes, mit genügender Geschwindigkeit dem Auge vorführen, so bekommen wir den Eindruck, als ob wir die Bewegung selbst sähen, indem die einzelnen Bilder sich zu einer stetig wechselnden Gesamtvorstellung zusammensetzen.

Auf diese Eigentümlichkeit unseres Sehorgans gründet sich das Thaumatrop, welches in der letzten Zeit unter dem Namen Kinematograph eine hohe Vervollkommnung gewonnen hat.

§ 4. Die Umstimmung des Auges.

a. Ermüdung und Erholung.

Wenn man eine Zeitlang, bei mäßigem Licht etwa 5—15 Sekunden, einen hellen Gegenstand genau fixiert und danach den Blick auf eine gleichmäßig beleuchtete Fläche richtet, so nimmt man an derselben ein Nachbild des beobachteten Gegenstandes wahr, in welchem, im Gegensatz zu dem schon studierten positiven Nachbild, die hellen Teile des Objektes dunkel erscheinen und umgekehrt. Dieses Nachbild wird als negatives Nachbild bezeichnet.

Richtet man den Blick etwa 40 Sekunden lang auf eine weiße Scheibe auf schwarzem Grunde und dann auf eine mattgraue Fläche, so erscheint von der Scheibe ein dunkles (negatives) Nachbild, welches eine Zeitlang periodisch auftritt und verschwindet. Diese Periodizität stellt nicht die Folge gleichzeitiger Blickschwankungen dar, denn die zeitlichen Verhältnisse sind bei diesen ganz verschieden (GRÜNBERG).

Die Erscheinung des negativen Nachbildes ist von der Ermüdung des Sehorgans und zwar aller Wahrscheinlichkeit nach der Netzhaut selbst bedingt. Beim Fixieren des hellen Objektes ermüdet die Netzhautstelle, auf welche dessen Bild fällt: wenn nun Licht von der gleichmäßig beleuchteten Fläche die Netzhaut trifft, so wird diese Stelle nicht so stark erregt als der übrige, relativ ausgeruhte Teil der Netzhaut, und daher erscheint dieselbe im Vergleich zu den übrigen Teilen des Gesichtsfeldes dunkel.

Den Verlauf der Netzhautermüdung hat C. F. MÜLLER in folgender Weise untersucht (vgl. auch S. 262). Er betrachtete ein weißes Papierstück vor schwarzem Grunde eine bestimmte Zeit hindurch und ließ plötzlich ein graues Papier von photometrisch gemessener Helligkeit daneben halten. Durch Probieren wurde ein Stück von solcher Helligkeit herausgefunden, daß es dem anhaltend fixierten weißen Papier gleich erschien.

Dabei stellte es sich heraus, daß durch die Ermüdung die Helligkeit anfangs am schnellsten und dann immer langsamer abnimmt. Das während der ganzen Nacht ausgeruhte Auge ermüdet in den ersten 5 Sekunden viel mehr, als das während des Tages nur bis zum vollständigen Verschwinden aller Nachbilder geruhte. Nach diesen Versuchen kann ferner geschlossen werden, daß ein und dasselbe Objekt dem vollständig ausgeruhten Auge auf den ersten Blick etwas mehr als doppelt so hell erscheint als am Abend, wo das Auge den ganzen Tag hindurch nur flüchtig ausgeruht hat (Fick).

Daß die Ermüdung am Abend dennoch nicht weiter fortgeschritten ist, hat seine Ursache teils darin, daß wir durch Blinken mit den Augenlidern das Licht von der Netzhaut ziemlich oft, wenn auch nur für eine kurze Zeit, abblenden, teils darin, daß wir nur ausnahmsweise einen hellen Gegenstand eine längere Zeit hindurch fixieren. Die im umgebenden Raume befindlichen dunklen oder wenig lichtstarken Objekte gestatten dem Auge in einem gewissen Grade wenigstens auszuruhen. Wenn der umgebende Raum aber von hellen Gegenständen erfüllt ist, wie dies z. B. bei einem von der Sonne beleuchteten Schneefeld der Fall ist, dann wird das Auge unvergleichlich schneller ermüdet (über die außerdem durch die Einwirkung der ultravioletten Strahlen hervorgerufenen Veränderungen in den vorderen Augenmedien vgl. I, S. 76).

Wenn das Licht zu stark ist, wird die Netzhaut *geblendet*, d. h. es treten anatomische Veränderungen in der Netzhaut ein, welche für eine längere oder kürzere Zeit oder für immer ihre Leistungsfähigkeit an der betreffenden Stelle aufheben. Diese Veränderungen lassen sich nach Widmark der Hauptsache nach als ein Ödem der Netzhaut mit Nekrose ihrer nervösen Elemente charakterisieren.

b. Die Adaptation.

Wie aus dem sub a Ausgeführten hervorgeht, ändert sich die Empfindlichkeit des Sehorgans fortwährend, sowohl wenn Lichtreize auf dasselbe einwirken, als auch bei Abhaltung alles objektiven Lichtes. Diese Veränderungen der Empfindlichkeit werden von Aubert als *Adaptation der Netzhaut* bezeichnet.

Wenn wir aus einem hellen Zimmer in ein dunkles gehen, woselbst sich nur eine ganz schwache Lichtquelle befindet, so sehen wir anfangs gar nichts, allmählich wird aber die Empfindlichkeit der Netzhaut größer, und die schwache Lichtquelle ruft eine deutlich wahrnehmbare Erregung hervor, ja sie kann, nach längerem Aufenthalt des Auges im dunklen Zimmer, ohne unter den Schwellenwert herabzusinken, ihrer Intensität nach in einem sehr erheblichen Grade vermindert werden. Nach den genauen Messungen, die Piper über die Veränderungen der Empfindlichkeit des gut helladaptierten Sehorganes bei Verdunkelung gemacht hat, steigt diese anfangs nur langsam, nimmt dann etwa von der 10. bis 12. Minute an viel schneller zu, um etwa bei der 40. bis 50. Minute ein relatives Maximum zu erreichen, von welchem sie bei weiter fortgesetztem Versuch wieder langsamer zunimmt. Bei verschiedenen Individuen ist der Verlauf der Adaptation sehr gleichmäßig; der Umfang derselben zeigt aber nicht geringe Differenzen. Jedenfalls ist dieser sehr groß, und die Empfindlichkeit kann im Dunkelzimmer auf das 1400- bis 8000fache erhöht werden. Bei binokularem Sehen ist die Zunahme der Empfindlichkeit 1.6—1.7fach größer als beim monokularen. Dies alles gilt von den peripheren Teilen der Netzhaut. In der Zentralgrube ist die Adaptationsfähigkeit für schwaches Licht viel geringer, und die dadurch erreichte Empfindlichkeit dürfte für den stäbchenfreien Bezirk nur etwa 20 bis 30mal so groß wie die des helladaptierten Auges sein (Nagel und Schäfer). Im Zusammenhang damit steht die Tatsache, daß beim dunkeladaptierten Auge die absolute Empfindlichkeit in der Zentralgrube wesentlich geringer ist als außerhalb derselben: infolgedessen werden Lichter, die bei direkter

Fixation verschwinden, peripher sehr deutlich, aber farblos (vgl. unten S. 268) gesehen. Auch erstreckt sich das Gesichtsfeld des Dunkelauges etwa 10° weiter peripherwärts als das des helladaptierten Auges bei Untersuchung mit starken Reizen (Stargardt).

Die Empfindlichkeit des Dunkelauges hat in der Nähe der Schwelle ihr Maximum und nimmt immer mehr ab, je stärker das angewandte Prüfungslicht ist (Feilchenfeld).

Wenn man nach vollständiger Dunkeladaptation in ein hellbeleuchtetes Zimmer geht, so wirkt das starke Licht im ersten Augenblick blendend auf die nun äußerst empfindliche Netzhaut ein, nach einer kurzen Zeit hat indessen ihre Erregbarkeit wieder so weit abgenommen, daß keine Überreizung mehr stattfindet. Das dunkeladaptierte Auge hat sich für die jetzt stattfindende Helligkeit adaptiert. — Daß sich der Adaptationszustand der Netzhaut je nach der Stärke des einwirkenden Lichtes verändert, scheint auch daraus hervorzugehen, daß innerhalb ziemlich weiter Grenzen der Lichtstärke die Größe der Pupille gleichbleibt und nur im Moment, wo sich die Helligkeit verändert, eine von dieser Veränderung hervorgerufene Schwankung darbietet (vgl. II, S. 230).

Durch diese Veränderungen der Empfindlichkeit des Auges erklärt sich, daß wir die im alltäglichen Leben vorkommenden, ziemlich bedeutenden Variationen der objektiven Lichtstärke ohne Schwierigkeit vertragen können.

§ 5. Die Helligkeit in den verschiedenen Teilen des Spektrums. — Physiologische Verschiedenheiten der Stäbchen und Zapfen.

Ohne weitere Untersuchungen findet man beim Anblick eines Sonnenspektrums sogleich, daß in demselben nicht alle Teile gleichhell sind, sondern daß die Stelle zwischen den Linien *D* und *E* bei weitem am hellsten erscheint; von da nimmt die Helligkeit gegen das rote und violette Ende anfangs schnell, dann langsamer und zuletzt wieder schneller ab. Wesentlich dieselbe Helligkeitsverteilung erscheint beim helladaptierten Auge auch bei sehr kurzdauernden Lichtreizen, welche noch keine Farbenempfindungen hervorrufen (Zahn).

Diese Unterschiede sind nicht von den Verschiedenheiten in der Energie der Lichtstrahlen von verschiedener Wellenlänge bedingt, denn wenn man die Energie durch ihre thermischen Wirkungen bestimmt, so zeigt es sich im Gegenteil, daß die roten Strahlen, welche eine verhältnismäßig geringe Helligkeit haben, einen beträchtlich größeren Wärmewert besitzen als die dem Auge am hellsten erscheinenden gelben Strahlen, und daß das Maximum der Energie sich sogar nicht in dem leuchtenden, sondern in dem ultraroten, nicht sichtbaren Spektrum findet. Die größere Helligkeit der gelben Lichtstrahlen ist also allein davon bedingt, daß sie gerade auf die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut die stärkste Wirkung ausüben.

Die folgende Tabelle zeigt nach A. König die Helligkeit der verschiedenen Teile des prismatischen Spektrums des Gaslichtes beim helladaptierten Auge; daneben ist nach Schaternikoff die Helligkeit beim dunkeladaptierten Auge eingetragen (vgl. unten S. 267).

	Wellenlänge; $\mu\mu$	Helligkeit beim helladaptierten Auge	Wellenlänge; $\mu\mu$	Helligkeit beim dunkeladaptierten Auge
Rot	670	235	671	6
	650	652	652	12
Orange	605	1000	603	141
	590	830	589	294
Gelb	575	605	577	475
	555	467	556	870
	535	264	537	1000
Grün	520	150	522	844
	505	60	502	492
	490	27	490	339

Wenn man die relative Helligkeit der Farben bei ungleicher absoluter Lichtstärke untersucht, so findet man, daß sie sich in einem sehr bemerkenswerten Grade verändert. Schon Purkinje zeigte, daß ein roter und ein blauer Gegenstand, die bei heller Beleuchtung etwa den Eindruck gleicher Helligkeit machen, bei stark herabgesetzter Beleuchtung ungleich werden, und zwar so, daß der blaue weit heller erscheint (Purkinjes Phänomen). Viel später zeigten Hering und Hildebrand, daß ein sehr lichtschwaches Spektrum von dem dunkeladaptierten Auge vollkommen farblos gesehen wird und dabei in einer Helligkeitsverteilung, welche sich von der gewöhnlichen, dem lichtstarken Spektrum eigentümlichen, sehr auffällig unterscheidet, indem das Helligkeitsmaximum gegen das brechbarere Ende verschoben ist, das rote Ende unter Umständen ganz unsichtbar sein kann (vgl. die oben angeführten Zahlenangaben von Schaternikoff).

In voller Übereinstimmung hiermit steht die von Himstedt und Nagel nachgewiesene Tatsache, daß, wenn das Froschauge mit den verschiedenen Strahlen eines Spektrums gereizt wird, das Maximum des Aktionsstromes beim helladaptierten Auge bei einer Wellenlänge von 590, beim Dunkelauge aber bei einer von 544 erscheint. In der Fortsetzung dieser Untersuchungen beobachtete Piper den stärksten Aktionsstrom bei Tagvögeln (Bussard, Huhn, Taube) bei einer Wellenlänge von etwa 599, bei Nachtvögeln (Eule) bei einer von 535 $\mu\mu$. Dagegen gelang es ihm nicht, bei Säugetieren (Katze, Kaninchen, Hund) irgendwelche für Dunkel-, bzw. Helladaptation charakteristische Verschiedenheiten in der Verteilung der Reizwerte im Spektrum zu finden.

Nach A. König soll das Farbloserscheinen schwachen Lichtes von nicht zu großer Wellenlänge nicht mehr zu bemerken sein, sobald es sich um kleine leuchtende Felder handelt, deren Bilder vollständig in die Fovea centralis fallen. Hier werde vielmehr mit alleiniger Ausnahme von einem Gelb (λ 580 $\mu\mu$) und nach Sherman auch von Blau jeder Lichtpunkt sogleich in seiner Farbe erkannt.

Beim helladaptierten Auge ist die Empfindlichkeit für rotes, grünes und blaues Licht im Netzhautzentrum am größten und fällt nach der Peripherie hin ziemlich schnell in einer für alle Farben fast ganz übereinstimmenden Kurve ab, so daß die Empfindlichkeit 10^0 abseits von der Fovea nur noch rund $^1/_4$, bei 20^0 $^1/_{10}$ bis $^1/_{20}$, bei 35^0 $^1/_{40}$ der fovealen beträgt. Beim Dämmerungssehen sinkt die Empfindlichkeit für reines Rot

ebenfalls ein wenig nach der Peripherie hin, während sie für die anderen Farben rapide ansteigt.

Beim dunkeladaptierten Auge begegnen wir also einer ganz eigenartigen, von der gewöhnlichen verschiedenen Wirkungsweise unseres Sehorgans, welche aber der Netzhautgrube abzugehen scheint.

Schon vor Jahren beobachtete Max Schultze, daß sowohl bei Säugetieren als bei Vögeln diejenigen, welche nach ihrer Lebensweise besonders für das Sehen bei sehr geringem Licht eingerichtet sein müssen (Maus, Fledermaus, Katze, Igel, Maulwurf, Eule), eine an Stäbchen vorzugsweise reiche Netzhaut besitzen, während die Zapfen sehr zurücktreten, bzw. gänzlich fehlen, und bemerkte im Anschluß an diese Erfahrungen, daß die Zapfen einen Hellapparat, die Stäbchen einen Dunkelapparat darstellen.

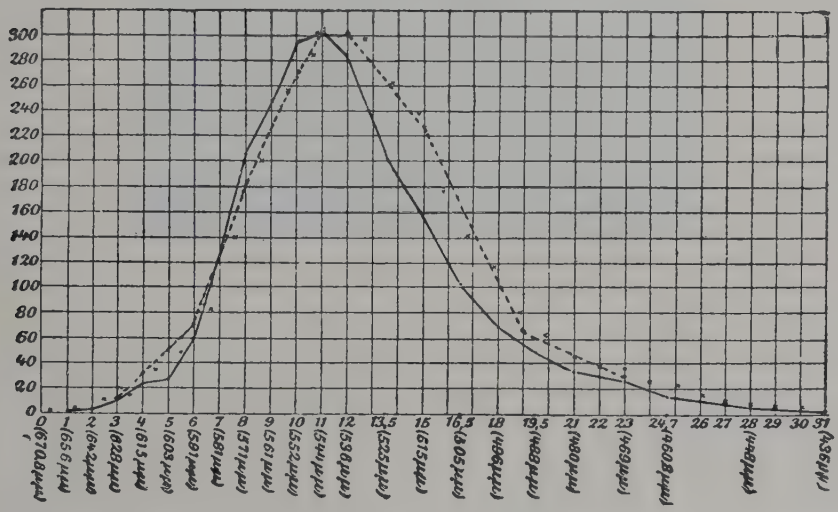
Diese Auffassung wurde dann auf Grund physiologischer Versuche von v. Kries und Parinaud wieder aufgenommen und weiter entwickelt. Nach ihrer Ansicht würden die beim dunkeladaptierten Auge erscheinenden Eigentümlichkeiten gerade von den Eigenschaften der Stäbchen abhängig sein. Für diese wären daher folgende Merkmale charakteristisch: 1. totale Farbenblindheit, d. h. die Eigenschaft, bei Reizung mit jeder beliebigen Lichtart schon bei geringer Dunkeladaptation nur farblose oder richtiger bläuliche Empfindungen zu liefern; 2. eine Erregbarkeit vorwiegend durch mittel- und kurzwelliges Licht, und zwar so, daß im prismatischen Spektrum das Wirkungsmaximum im Grün liegt, während das rote Ende nahezu oder ganz unwirksam ist; 3. eine sehr hochgradige Adaptationsfähigkeit, so daß, wenn wir uns aus vollem Tageslicht in einen sehr schwach erhellten Raum begeben, die Erregbarkeit, anfangs schnell, später langsamer ansteigend, allmählich Werte erreicht, welche die im Hellen stattfindenden um ein Vielfaches übertreffen.

Da die Dunkeladaptation also wesentlich die peripheren Teile der Netzhaut betrifft, ist es unschwer zu verstehen, daß die Sehschäfe des dunkeladaptierten Auges, trotz seiner großen Lichtempfindlichkeit, doch nicht die Sehschärfe des helladaptierten Auges bei passender Beleuchtung erreicht (Bloom und Garten).

Seinerseits stellten die Zapfen den farbentüchtigen Apparat dar, welcher, außer den Farbenempfindungen, bei Reizung mittels bestimmter Lichtgemische sowie durch gewisse schwache monochromatische Lichter die Empfindung von Weiß hervorrufen kann. Bezüglich seiner Leistung ist er auf eine etwas größere Lichtstärke angewiesen, und in seinen Empfindungseffekten kann er sehr hohe Werte erreichen. Im allgemeinen würden wir bei hellem Lichte mehr mit den Zapfen, bei geringem mehr mit den Stäbchen sehen. Dies darf indessen nicht in der Weise verstanden werden, daß die Stäbchen beim helladaptierten Auge überhaupt nicht tätig sein sollten. Eine solche Auffassung wird unter anderem schon durch die Tatsache widerlegt, daß der Wiederaufbau des Sehpurpurs nicht allein im schwachen Dämmerlicht, sondern ebenso in heller Tagesbeleuchtung stattfindet (Bauer).

Gegen die Auffassung der Stäbchen als Dunkelapparat des Auges sprechen gewissermaßen die Erfahrungen von Hess, daß verschiedene Schildkrötenarten, obgleich in ihrer Netzhaut weder Stäbchen noch Sehpurpur vorhanden sind, dennoch vorwiegend oder ausschließlich als Nachttiere leben, und daß Hühner, trotz ihrer an Stäbchen und Sehpurpur so armen Netzhaut, dennoch eine ausgiebige Dunkeladaptation besitzen und in dieser Hinsicht kaum hinter dem Menschen zurückstehen; auch findet man bei ihnen Andeutungen davon, daß bei der Dunkeladaptation das Helligkeitsmaximum im Spektrum gegen das brechbarere Ende verschoben ist.

Es gibt Augen, welche an einer totalen Farbenblindheit leiden und also im Spektrum keine Farben, sondern nur Helligkeitsdifferenzen unterscheiden können. Die bei diesen Augen in typischen Fällen ermittelte Helligkeitsverteilung im Spektrum stimmt bei Helladaptation mit der des



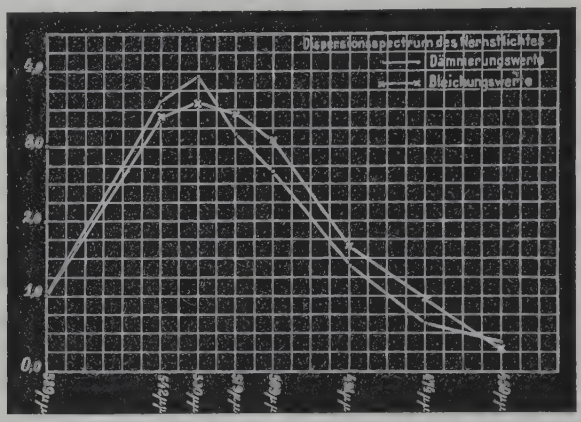
Figur 133. Helligkeitswerte für den total Farbenblinden ----- und Dämmerungswerte eines Rotblinden —— im Dispersionsspektrum des Gaslichtes, nach v. Kries.

normalen und dichromatischen Auges bei Dunkeladaptation (vgl. S. 267), wie aus der Figur 133 ersichtlich, sehr nahe überein, und ist übrigens von Lichtstärke und Adaptation ziemlich unabhängig. Da diese Augen außerdem an Lichtscheu und herabgesetzter Sehschärfe leiden, liegt es in der Tat sehr nahe, mit v. Kries anzunehmen, daß sie des Zapfenapparates vollständig ermangeln und nur den Stäbchenapparat besitzen.

Es finden sich aber auch Fälle von totaler Farbenblindheit, wo die Helligkeitswerte der homogenen Lichter im Spektrum für die Fovea des helladaptierten Auges mit den Werten, die für das helladaptierte normale Auge gelten, vollständig übereinstimmen und wo auch keine Lichtscheu usw. vorhanden ist (Piper). Hier liegt wahrscheinlich ein Zapfenapparat vor, der keine Farbenempfindungen vermittelt.

In wesentlicher Übereinstimmung mit König stellt v. Kries die Tätigkeit des Stäbchenapparates mit dem Sehpurpur in einen gewissen Zusammenhang. Zwischen der Helligkeitsverteilung im lichtschwachen Spektrum und

der Lichtabsorption durch den Sehpurpur findet eine annähernde Übereinstimmung statt. Auch die Lebhaftigkeit, mit der Strahlen verschiedener Wellenlänge auf den Sehpurpur einwirken und ihn bleichen, entspricht ungefähr diesen Verhältnissen (s. Fig. 134). Man darf daher vermuten, daß die Zersetzung des Sehpurpurs für die Erregung der Stäbchen von Bedeutung sei. Wenn diese Annahme richtig ist, so folgt daraus, daß der



Figur 134. Die Helligkeitsverteilung im lichtschwachen Spektrum (————) und die Bleichungswerte des Sehpurpurs (×————×), nach Trendelenburg.

starke Wechsel des Purpurreichtums auch mit dem Wechsel der Erregbarkeit, der Hell- und Dunkeladaptation in Zusammenhang zu bringen sei. v. Kries ist keineswegs geneigt dazu, die Adaptation ganz ausschließlich hierauf zurückzuführen, vielmehr wird erstens einmal auch an die Wanderung des Pigmentes zu denken sein. Daneben ist wohl noch die Beteiligung irgendwelcher ganz anderer Faktoren möglich.

§ 6. Die Farbenempfindungen.

a. Die Unterschiedsempfindlichkeit für Farben.

In bezug auf die Farben haben wir die von der lebendigen Kraft der Ätherschwingungen abhängige Helligkeit (Lichtstärke), den von der Wellenlänge abhängigen Farbenton sowie die Reinheit der Farbe, den Sättigungsgrad (Nüance) zu unterscheiden.

Über das Vermögen des Auges, Variationen in dieser Hinsicht wahrzunehmen, liegen unter anderem folgende Angaben vor.

1. Die Unterschiedsempfindlichkeit bei den verschiedenen Farben für die Helligkeit. Alle Beobachter, die sich mit dieser Frage

beschäftigt haben, stimmen darin überein, daß sich das Webersche Gesetz innerhalb gewisser, ziemlich weiter Grenzen auch für die reinen Farben wie für das Weiß bewährt. Die absoluten Werte, die von verschiedenen Beobachtern gefunden wurden, zeigen dagegen sehr erhebliche Differenzen.

Nach Lamansky und Dobrowolsky wäre die Empfindlichkeit des Auges gegen Helligkeitsdifferenzen für verschiedene Farben sehr verschieden. Die Unterschiedsschwelle ist nach dem ersteren für Grün und Gelb $^1/_{286}$, für Blau $^1/_{212}$, für Violett $^1/_{109}$, für Orange und Rot $^1/_{78}$, bzw. $^1/_{70}$. Dobrowolskys Werte sind für Indigo und Violett $^1/_{268}$—$^1/_{206}$, für Rot (Linie C) $^1/_{25}$, für Cyanblau $^1/_{132}$, für Orange, Goldgelb und Grün $^1/_{33}$ $^1/_{46}$, $^1/_{59}$, für das äußerste Rot $^1/_{14}$. Viel größer sind im allgemeinen die von König und Brodhun für die Unterschiedsempfindlichkeit gefundenen Zahlen, welche übrigens, im Gegensatz zu den von den übrigen Autoren mitgeteilten, bei den verschiedenen Farben keine erheblichen Abweichungen darbieten, und zwar beträgt die Unterschiedsschwelle nur etwa $^1/_{46}$—$^1/_{54}$.

2. Die Unterschiedsempfindlichkeit für Veränderungen des Farbentons. Die folgende Tabelle enthält nach Uthoff Angaben, um wieviel sich die Wellenlänge in Millionstel-Millimetern an den verschiedenen Stellen des Spektrums verändern muß, um einen merkbar verschiedenen Farbeneindruck zu machen. Dabei wurde den beiden Farbenfeldern stets die gleiche Lichtintensität gegeben.

	Wellenlänge; $\mu\mu$	Ein merkbarer Unterschied des Farbentones bei einer Veränderung der Wellenlänge um $\mu\mu$		Wellenlänge; $\mu\mu$	Ein merkbarer Unterschied des Farbentones bei einer Veränderung der Wellenlänge um $\mu\mu$
Rot	650	4.70	Gelb	550	1.66
Orange	640	2.97	Grün	530	1.88
	630	1.68		510	1.29
	620	1.24		490	0.72
	610	1.08	Blau	480	0.95
	600	1.02		470	1.57
	590	0.91		460	1.95
Gelb	580	0.88	Indigo	450	2.16
	570	1.10			

Die Empfindlichkeit des Auges für Differenzen in der Wellenlänge ist also an sich ziemlich groß, für verschiedene Strahlungen aber sehr verschieden. Das Maximum der Unterschiedsempfindlichkeit finden wir etwa im Gelb und im Grünblau.

Über die Genauigkeit, mit welcher wir einen vorhandenen Farbenton an und für sich, d. h. ohne Vergleich mit einem anderen, unterscheiden können, haben Lotte v. Kries und Elisabeth Schottelius unter Anwendung reiner Spektralfarben Versuche gemacht, deren Resultate in folgender Tabelle nebst den Bestimmungen von König über die mittleren Fehler, die bei Einstellung eines Feldes auf gleichen Farbenton mit einem anderen gemacht werden, sowie den von Uthoff über diejenigen Differenzen, die einen merklichen Unterschied des Farbentones ergeben, zusammengestellt sind.

	Orange 606.6 $\mu\mu$	Gelb 574.5 $\mu\mu$	Gelbgrün 564.6 $\mu\mu$	Grün 503.2 $\mu\mu$	Blaugrün 473.5 $\mu\mu$
v. Kries-Schottelius, mittlere durchschnittliche Abweichung der Einstellung	2,27 $\mu\mu$	1.34 $\mu\mu$	1.33 $\mu\mu$	2.02 $\mu\mu$	1.09 $\mu\mu$
König, mittlerer Fehler bei Einstellung der gleichen Farbe	0.51 $\mu\mu$	0.45 $\mu\mu$	0.55 $\mu\mu$	0.43 $\mu\mu$	0.57 $\mu\mu$
Uthoff, eben merkliche Unterschiede der Farbentöne	1.06 $\mu\mu$	1.01 $\mu\mu$	1.28 $\mu\mu$	1.09 $\mu\mu$	1.36 $\mu\mu$

Bei Gelb und Grün wurde die Farbe nach der von vornherein gegebenen Vorstellung dieser Farben eingestellt; bei den übrigen Farben bestand die Aufgabe darin, irgendeine Farbe dem Gedächtnis einzuprägen und dann 1 bis 6 Tage später die Farbe einzustellen. Die hier beobachtete mittlere durchschnittliche Abweichung ist bei Gelbgrün etwa gleichgroß wie die Unterschiedsschwelle, bei Gelb und Blaugrün beträgt die Differenz zwischen beiden 0.3 $\mu\mu$, und nur bei Orange und Grün ist sie entschieden größer. Der absolute Betrag des Fehlers ist indessen selbst bei diesen Farben nur 2 bis 2.3 $\mu\mu$.

Bei großer Intensität des Lichtes verlieren die Lichter allmählich ihre charakteristische Eigentümlichkeit, sie werden weißlich und schließlich ganz farblos. Am leichtesten findet dies bei Blau und Violett, am schwierigsten bei Gelb statt. Zu gleicher Zeit ändert sich auch der Farbenton, indem die langwelligen Lichter bis zu etwa 517 $\mu\mu$ durch Gelb, die kurzwelligen durch Blau passieren; nur ein bestimmtes Grün geht ohne Farbenwechsel in Weiß über.

Auch bei schwacher Lichtintensität geht der Farbenton verloren und zwar zuerst bei Rot, zuletzt bei Blau (vgl. II, S. 267).

3. Die Unterschiedsempfindlichkeit für Veränderungen hinsichtlich des Sättigungsgrades der verschiedenen Farben. Als gesättigte Farben bezeichnet man solche, welche nur aus einer bestimmten Strahlengattung bestehen und keine Zumischung weißen Lichtes enthalten — was eigentlich nur bei den reinen Spektralfarben vorkommt (vgl. jedoch II, S. 253). Durch Zugabe von Weiß zu einer beliebigen Farbe wird also ihr Sättigungsgrad verändert, und wenn diese Zugabe genügend groß ist, kann überhaupt die Farbe nicht mehr unterschieden werden. Damit die Farbe als solche erkannt werde, muß also ihre Intensität mit zunehmender Weißlichkeit erhöht werden. Unter Anwendung der Masson'schen Scheibe (II, S. 87) fand Aubert, daß bei mittlerer Tagesbeleuchtung ein farbiger Sektor auf einer weißen Scheibe immer erkannt wird, wenn derselbe 3° beträgt, in der Mehrzahl der Fälle sogar, wenn er 2° beträgt; die Unterschiedsschwelle wäre daher $^1/_{120}$ bis $^1/_{180}$. Ferner kann ein Kranz von verschiedener Nüance noch erkannt werden, wenn der Kranz aus 106° Orange und 254° Schwarz, der Grund der Scheibe aus 105° Orange und 255° Schwarz zusammengesetzt ist; usw.

Aus dem hier Angeführten geht also hervor, daß die Fähigkeit des Auges, Differenzen der Farben zu unterscheiden, sehr fein ausgebildet ist, da jeder Farbenton, welcher unterschieden werden kann, nach seiner Intensität sich in sehr weitem Umfange verändern läßt und die Töne und Intensitäten wiederum alle möglichen Nüancierungen annehmen können. Die Zahl der Farbenempfindungen, die wir also unterscheiden können, muß daher sehr groß sein. Unter Berücksichtigung der Tatsache, daß am langwelligen Ende des Spektrums von λ 655 $\mu\mu$ an und am kurzwelligen Ende von λ 430 $\mu\mu$ an keine Veränderung des Farbentones mehr eintritt (vgl. II, S. 280), hat König an der Hand der von Uthoff ausgeführten Bestimmungen

berechnet, daß im Spektrum 165 verschiedene Farbentöne unterschieden werden können. Die Gesamtzahl der überhaupt unterscheidbaren Helligkeitsstufen von der Reizschwelle bis zu derjenigen Intensität, wo das Unterscheidungsvermögen wegen Blendung des Auges aufhört, schätzt König auf Grund von Versuchen, welche von ihm selbst und Brodhun ausgeführt wurden, auf etwa 660. Hierzu kommen noch die durch den verschiedenen Sättigungsgrad bedingten Differenzen. — Nach Herschel unterscheiden die Mosaikarbeiter des Vatikans 30000 verschiedene Farben.

b. Die sukzessive Farbeninduktion.

Wenn man ein rotes Objekt, daß sich auf einem weißen Grund befindet, während einiger Sekunden scharf fixiert (Fig. 135) und dann den Blick auf den weißen Grund wendet, sieht man daselbst ein deutliches

Figur 135.

Nachbild des Objekts, welches dasselbe ganz genau wiedergibt, indes mit dem Unterschied, daß die Farbe eine ganz andere ist und zwar, statt rot, grünblau.

Ist das Objekt grünblau, so wird in derselben Weise ein rotes Nachbild erhalten.

Zu jedem Farbenton im Spektrum findet sich nun ein anderer, welcher auf ganz dieselbe Weise wie in dem hier angeführten Beispiel vom ersten hervorgerufen wird und seinerseits den ersten als Nachbild erzeugt (sukzessive Farbeninduktion). Nur das reine Grün bildet eine übrigens nur scheinbare Ausnahme von dieser Regel: als Nachbild nach Fixieren eines grünen Objekts erscheint nämlich Purpur, eine Farbe, die im Spektrum nicht vorkommt, deren Beziehungen zum Spektrum sogleich erwähnt werden sollen.

Die Farbenpaare, welche solcherart einander hervorrufen, sind nach Helmholtz folgende: Rot-Grünblau, Orange-Blau, Goldgelb-Blau, Gelb-Indigo, Grüngelb-Violett, Grün-Purpur.

Diese Erfahrungen zeigen also, daß das objektive Licht in einer anderen als der schon erwähnten Weise (II, S. 263) subjektiv zerlegt werden kann, sowie daß zwischen verschiedenen Farbentönen eine gewisse Beziehung stattfindet. Um diese Tatsachen, welche die Grundlage für jede Farbentheorie bilden müssen, näher zu erforschen, müssen wir die Erscheinungen untersuchen, welche bei der Mischung verschiedener Farben auftreten.

c. Die Methoden der Farbenmischung.

Als Mischung zweier oder mehrerer Farben bezeichnet man diejenige Farbe, welche entsteht, wenn eine bestimmte Stelle der Netzhaut gleichzeitig von Strahlen verschiedener Wellenlänge getroffen wird. Jede Farbenmischung ist also eine Summation verschiedener Lichtstrahlen.

Da die Unterscheidung feiner Nüancen in bezug auf die Farben nicht anders möglich ist, als wenn eine Farbe mit einer anderen verglichen wird, so gilt bei allen Versuchen über Farbenmischung als allgemeine Regel, daß die durch die Mischung entstehende Farbe mit einer anderen verglichen werden soll.

Die beste und für viele Aufgaben einzig mögliche Art der Farbenmischung ist die, reine Spektralfarben zu mischen. Dies geschieht durch komplizierte Apparate, die es erlauben, von zwei Spektren Strahlen verschiedener Wellenlängen zu isolieren und auf denselben Ort zu werfen, woselbst die Mischung mit der Vergleichsfarbe zusammengestellt wird.

Die verschiedenen Strahlen fallen in diesem Falle gleichzeitig in das Auge hinein. Man kann aber den Versuch so anordnen, daß die zu prüfenden Strahlungen sukzessiv in das Auge fallen. Wenn die Aufeinanderfolge derselben genügend schnell ist, so wird dabei, ganz wie bei den oben (II, S. 262) besprochenen Versuchen, eine Mischung auf der Netzhaut selbst stattfinden.

Figur 136. Maxwells Scheibe.

Zu diesem Zwecke benutzt man seit Maxwell Scheiben mit radialem Schlitz (Fig. 136), deren mehrere mittels des Schlitzes hintereinander gesteckt und gegeneinander verschoben werden können, so daß von jeder Scheibe ein Sektor von einer bestimmten Anzahl von Graden zu sehen ist. Man benutzt Scheiben von zweierlei Größe, um gleichaussehende Mischungen von verschiedenen Komponenten vergleichen zu können, und befestigt sie durch eine Schraube an eine ebene Blechscheibe, die von einem Uhrwerk bewegt wird.

Man gibt dann die Menge der einzelnen Komponenten in Graden eines Kreisbogens an. Wenn durch eine Mischung von Rot, Grün und Blau ein Grau erhalten wird, welches genau ebenso aussieht wie ein aus Mischung von Schwarz und Weiß gewonnenes Grau, so wird die Gleichung des Farbenkreisels z. B.

$$165 \text{ Rot} + 122 \text{ Grün} + 73 \text{ Blau} = 100 \text{ Weiß} + 260 \text{ Schwarz}.$$

Diese und andere ähnliche Methoden, bei welchen von Pigmenten reflektierte Farben gemischt werden, leiden an dem Übelstande, daß die gefärbten Flächen kein homogenes Licht, sondern Strahlen aller möglichen Wellenlängen zurückwerfen (vgl. II, S. 253), und infolgedessen kann eine Gleichung wie die obige nie ganz richtig sein, denn es ist nicht anzunehmen, daß die benutzten Pigmente außer den roten, grünen und blauen Strahlen die übrigen Strahlen in einer genau gleichen Menge reflektieren. Genauere Resultate werden unter Anwendung des Farbenkreisels mit den oben (II, S. 253) erwähnten monochromatischen Gelatineplatten bei durchfallendem Lichte erhalten.

Nicht angewendet werden darf dagegen die Methode der Mischung pulveriger oder flüssiger Pigmente, denn der gemischte Farbstoff gibt keineswegs ein Licht, welches die Summe der von den einzelnen, in der Mischung enthaltenen Farbstoffen reflektierten, bzw. durchgelassenen Lichter wäre.

Nehmen wir, um dies deutlich zu machen, zunächst farbige Flüssigkeiten, deren Farbe, wie schon bemerkt, durch diejenigen Lichtstrahlen bedingt ist, welche von ihnen vorzugsweise durchgelassen werden. Mischt man nun zwei farbige Flüssigkeiten miteinander, welche sich gegenseitig chemisch nicht verändern, so daß die Absorption jeder einzelnen für sich unverändert bleibt, so gehen nur solche Strahlen durch die

Mischung, welche von keiner der beiden Flüssigkeiten absorbiert werden. Eine blaue Flüssigkeit läßt die blauen Strahlen ziemlich ungeschwächt, etwas weniger die grünen und violetten, schlecht dagegen die roten und gelben hindurch. Eine gelbe Flüssigkeit dagegen läßt das Gelb fast ungeschwächt, gut auch noch Rot und Grün, schlechter Blau und Violett hindurch. Unter solchen Umständen wird durch eine Mischung aus einer gelben und blauen Flüssigkeit meistenteils das Grün am besten hindurchgehen, weil die blaue Flüssigkeit die roten und gelben, die gelbe Flüssigkeit die blauen und violetten Strahlen zurückhält. Hierbei findet natürlicherweise keine Summation des Lichtes statt, sondern im Gegenteil eine Art von Subtraktion, insofern die gelbe Flüssigkeit von den durch die blaue gegangenen Strahlen noch alle die wegnimmt, welche in ihr der Absorption verfallen. Daher sind auch Mischungen farbiger Flüssigkeiten in der Regel viel dunkler als jede einzelne Flüssigkeit für sich.

Bei den pulverigen Farbstoffen verhält es sich ganz ähnlich. Wir müssen jedes einzelne Pulverteilchen eines Farbstoffes als ein kleines durchsichtiges Körperchen betrachten, welches das Licht durch Absorption färbt. Wenn Licht auf ein solches aus durchsichtigen Teilen bestehendes Pulver fällt, wird ein kleiner Teil an der oberen Fläche reflektiert, der Rest dringt ein und wird erst von den tiefer liegenden Begrenzungsflächen der Pulverteilchen zurückgeworfen. Eine einzelne Tafel von weißem Glas reflektiert von senkrecht einfallendem Licht $^1/_{25}$, zwei solche $^1/_{13}$, eine große Zahl fast alles. Bei Pulver aus weißem Glas müssen wir folglich schließen, daß bei senkrechter Inzidenz ebenfalls nur $^1/_{25}$ des auffallenden Lichtes von der obersten Schicht reflektiert wird, das übrige von den tieferen Schichten. Ebenso muß es sich für blaues Licht bei blauem Glas verhalten. Es wird also bei farbigen Pulvern stets nur ein kleiner Teil des Lichtes, welches sie geben, von der obersten Schicht reflektiert, bei weitem das meiste aus tieferen Schichten. Das von der obersten Fläche reflektierte Licht ist weiß, wenn die Reflexion nicht eine metallische ist, erst das aus den tieferen Flächen zurückkehrende ist durch Absorption gefärbt, um so tiefer, je länger sein Weg in der Substanz gewesen ist. Daher ist auch gröberes Pulver desselben Farbstoffes dunkler gefärbt als feineres. Bei der Reflexion kommt es nämlich nur auf die Zahl der Oberflächen, welche bei einem feineren Pulver größer ist, und nicht auf die Dicke der Teilchen an. Die Reflexion an den Oberflächen der Pulverteilchen wird geschwächt, wenn wir ein flüssiges Verbindungsmittel zwischen sie bringen, dessen Brechungsvermögen dem ihrigen näher steht als das der Luft. Daher sind trockene Pulver von Pigmenten in der Regel weißlicher, als wenn sie mit Wasser oder Öl durchtränkt sind.

Wenn nun ein gemischtes farbiges Pulver Licht nur aus der obersten Schicht reflektierte, in welcher Teilchen von beiden Farben gleichmäßig durcheinander liegen, würde das zurückgeworfene Licht wirklich die Summe des Lichtes sein, welches die einzelnen ungemischten Pulver geben. Für die größere Menge reflektierten Lichtes aber, welches aus den tieferen Schichten zurückkommt, ist das Verhältnis ebenso wie bei gemischten farbigen Flüssigkeiten. Dieses Licht hat auf seinem Wege Pulverteilchen von beiderlei Art passieren müssen und enthält also nur noch diejenigen Lichtstrahlen, welche durch beide Arten von Pulverkörnchen hindurchgehen können. Für den größeren Teil des Lichtes, welches von gemischtem Farbenpulver zurückgeworfen wird, findet also nicht eine Summation beider Farben, sondern eine Subtraktion statt. Daher erklärt sich auch die Tatsache, daß die Mischungen von Pigmenten viel dunkler sind als die einfachen Pigmente, namentlich wenn ihre Farben weit auseinander liegen (Helmholtz).

d. Die Resultate der Farbenmischung.

Unter den Ergebnissen der Farbenmischung interessieren uns in erster Linie die bei Mischung derjenigen Farbenpaare, welche sich gegenseitig

als Nachbilder hervorrufen. Es zeigt die Erfahrung, daß jedes Paar dieser Farben, wenn sie in gewisser gegenseitiger Intensität miteinander gemischt werden, die Empfindung weiß oder grau[1]) hervorruft.

Da sich diese Farben gegenseitig zu Weiß vervollständigen und die eine gerade das gibt, was der andern mangelt, um weiß zu sein, nennt man sie komplementäre Farben (vgl. II, S. 284).

Es ist selbstverständlich, daß man durch Mischung zweier Komplementärfarben nur in demjenigen Fall Weiß erhalten kann, wenn beide Farben in richtiger gegenseitiger Intensität gemischt werden. Es zeigt nun die Erfahrung, daß die Lichtintensitäten zweier komplementärer einfacher Farben, welche zusammen gerade Weiß geben, dem Auge durchaus nicht immer gleichhell erscheinen. Für das helladaptierte Auge haben Augier und Trendelenburg bei zentraler Fixation und einem Gesichtsfelde von 1.5° die in folgender Tabelle aufgenommenen Mengenverhältnisse für die verschiedenen Paare komplementärer Spektralfarben (Dispersionsspektrum des Gaslichtes) gefunden:

	Wellenlängen der Komplementärfarben				Mengenverhältnis
Nr.	λ_1		λ_2		$\lambda_1 : \lambda_2$
1.	669.3	Rot	490.9		1 : 8.8
2.	654.5		489.0		1 : 18.3
3.	641.2		490.2		1 : 27.1
4.	628.1		487.9		1 : 41.3
5.	616.2	Orange	487.4	Blau	1 : 44.4
6.	604.8		487.0		1 : 38.9
7.	593.8		484.7		1 : 31.6
8.	583.3		480.6		1 : 22.2
9.	572.9	Gelb	473.3		1 : 14.0
10.[2])	568.2		436.8	Indigo	1 : 29.4
11.[2])	567.9		422.2	Violett	1 : 110.1

Die notwendigen Mengen des kurzwelligen Lichtes sind also durchgehend größer als die des langwelligen und zeigen übrigens untereinander große Differenzen, von 8.8 in Nr. 1 bis 110.1 in Nr. 11.

Gullstrand hat die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, daß rotes und gelbes Licht bei streng zentralem Gesichtsfelde (1°) eine Komplementärfarbe von beträchtlich größerer Wellenlänge haben als bei einem etwas größeren Gesichtsfelde (4°), während andererseits auch das kurzwelligste Licht im ersten Falle eine etwas größere Wellenlänge als im zweiten fordert. Ferner hat das kurzwellige Licht bei dem kleineren Gesichtsfelde bis zu einer Wellenlänge von 450 eine und dieselbe Komplementärfarbe; bei dem größeren Gesichtsfeld reicht diese Endstrecke nicht weiter als bis zur Wellenlänge 420 (vgl. unten S. 280). Diese Unterschiede sind nach Gullstrand wesentlich durch die Fluoreszenz der Netzhaut bedingt, indem sich die kurzwelligsten spektralen Lichter mit dem Fluoreszenzlicht mischen und also andere Farbentöne bekommen. Wie diese Auffassung von Gullstrand im einzelnen durchgeführt worden ist, kann hier nicht erörtert werden.

Weiß kann also in sehr verschiedener Weise hervorgerufen werden, nämlich erstens durch das Zusammenwirken aller im Sonnenlicht enthaltenen

---

[1]) Grau ist ein lichtschwaches Weiß.

[2]) Nach König, Gesichtsfeld 1.3°, das etwa 3° unter dem Fixationspunkte lag.

Strahlen, wenn sie in derselben Proportion, wie sie dort gemischt sind, vorkommen, und zweitens durch die regelrechte Mischung je zweier komplementärer Farben. Es ist uns aber unmöglich, mit dem Auge zu unterscheiden, inwiefern ein gegebenes Weiß aus allen Strahlen des Sonnenspektrums oder aus Rot und Grünblau, Orange und Blau usw. zusammengesetzt ist: alles dieses Weiß zeigt keine qualitativen Verschiedenheiten, sondern nur quantitative, welche von der verschiedenen Lichtstärke bedingt sind und in keinem Zusammenhang mit den in jedem Falle beteiligten Farbentönen stehen. Das Auge analysiert also nicht; ihm ermangelt vollständig die beim Ohr so hoch entwickelte Fähigkeit, einen gegebenen Eindruck in dessen einzelne Komponenten zu zerlegen.

Bei der Mischung zweier Farben, welche keine Komplementärfarben sind, entsteht kein Weiß, sondern eine neue Farbe.

Wenn Rot und Violett, d. h. die äußersten Farben des sichtbaren Spektrums, gemischt werden, so entsteht Purpur, der einzige Farbenton, der im Spektrum nicht vorkommt. Der Purpur ist die Komplementärfarbe zu Grün (vgl. II, S. 273) und ist durchaus verschieden von den Farben, durch deren Mischung es entsteht.

Wenn zwei einfache Farben gemischt werden, welche im Spektrum weniger voneinander entfernt sind als die Komplementärfarben, so ist die Mischung eine der zwischenliegenden Farben und geht im allgemeinen desto mehr in das Weiße, je größer der Abstand der gemischten Farben ist, wird dagegen desto gesättigter, je kleiner ihr Abstand. Mischt man dagegen zwei Farben, die im Spektrum weiter voneinander abstehen als Komplementärfarben, so erhält man Purpur oder solche Farben, die zwischen einer der gemischten und dem entsprechenden Ende des Spektrums liegen. In diesem Falle ist die Mischung desto gesättigter, je größer der Abstand der gemischten Farben im Spektrum ist, sie ist desto weißlicher, je kleiner ihr Abstand ist (Helmholtz).

In folgender Tabelle habe ich nach Helmholtz die Resultate der Mischung verschiedener Spektralfarben übersichtlich dargestellt. An der Spitze der vertikalen und horizontalen Kolumnen stehen die einfachen Farben; wo sich die betreffende vertikale und horizontale Kolumne schneiden, ist die Mischfarbe angegeben, welche übrigens immer bei verändertem Mischungsverhältnis durch die in der Spektralreihe dazwischenliegenden Farben in jede der beiden einfachen Farben der Mischung übergehen kann.

	Violett	Indigo	Cyanblau	Blaugrün	Grün	Grüngelb	Gelb
Rot	Purpur	dk. Rosa	wß. Rosa	Weiß	wß. Gelb	Goldgelb	Orange
Orange	dk.[1]) Rosa	wß. Rosa	Weiß	wß. Gelb	Gelb	Gelb	
Gelb	wß.[2]) Rosa	Weiß	wß. Grün	wß. Grün	Grüngelb		
Grüngelb	Weiß	wß. Grün	wß. Grün	Grün			
Grün	wß. Blau	Wasserblau	Blaugrün				
Blaugrün	Wasserblau	Wasserblau					
Cyanblau	Indigo						

[1]) dk. = dunkel.
[2]) wß. = weißlich.

e. Zur Theorie der Farben.

Aus den sub d mitgeteilten Tatsachen geht hervor, daß wir die ganze Reihe verschiedener Farbentöne durch geeignetes Zusammenwirken einiger weniger einfacher Farben darstellen können. Jede physiologische Farbentheorie hat daher darzulegen, welche einfachen Farben hierbei in Betracht kommen, und die gesamten Farbenempfindungen aus diesen herzuleiten.

In dieser Hinsicht stehen zurzeit vor allem zwei theoretische Anschauungen, nämlich erstens die ursprünglich von Thomas Young aufgestellte und später von Helmholtz weiter entwickelte Dreifarbentheorie und zweitens die von Hering dargestellte Theorie der Gegenfarben, einander gegenüber. Da eine eingehende kritische Erörterung dieser Anschauungen gar zu viel Raum beanspruchen würde und es wahrscheinlich noch lange dauern wird, bis sich die Frage endgültig beantworten läßt, werde ich mich darauf beschränken müssen, den wesentlichen Inhalt der beiden Theorien dogmatisch darzulegen und übrige Theorien ganz beiseite zu lassen.

A. Die Dreifarbentheorie. Als fundamentale oder Grundfarben faßte Young Rot, Grün und Violett auf, weil sie durch Mischung von anderen Farben nicht oder wenigstens nicht in voller Sättigung erhalten werden können. Er stellte sich vor, daß in jedem Teil der Netzhaut, die aller Farbenempfindungen fähig ist, drei getrennte Nervenelemente vorhanden sind: Reizung des ersten erregt die Empfindung des Rot, Reizung des zweiten die des Grün, Reizung des dritten die Empfindung des Violett. Da die Einwirkung des Lichtes auf die lichtempfindlichen Teile der Netzhaut aller Wahrscheinlichkeit nach einen chemischen Prozeß darstellt, bei welchem gewisse Verbindungen zersetzt werden, so würden in der Netzhaut drei verschiedene, den drei Grundfarben entsprechende Sehsubstanzen anzunehmen sein. Um über die Art der unmittelbaren Wirkungen des Lichtes nichts zu präjudizieren, werden wir diese perzipierenden Elemente ganz allgemein als Komponenten des Sehorgans bezeichnen.

Objektives homogenes Licht erregt die drei Komponenten je nach seiner Wellenlänge in verschiedener Stärke. Die rotempfindende Komponente wird am stärksten erregt von dem Lichte größter Wellenlänge, die grünempfindende von dem Lichte mittlerer Wellenlänge, die violettempfindende von dem Lichte kleinster Wellenlänge. Indessen ist dabei nicht ausgeschlossen, sondern muß vielmehr zur Erklärung einer Reihe von Erscheinungen angenommen werden, daß jede Spektralfarbe alle Komponenten erregt, obgleich die einen schwach, die anderen stark. In Figur 137 stellen nach Helmholtz die drei Kurven ganz schematisch etwa die Stärke der von den verschiedenen Lichtstrahlen hervorgerufenen Erregung dieser drei Komponenten dar.

Das einfache Rot erregt stark die rotempfindende, schwach die beiden anderen Komponenten; Empfindung: rot.

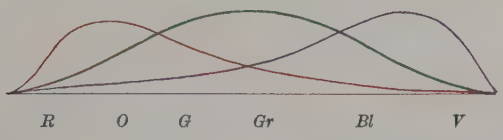
Das einfache Gelb erregt mäßig stark die rot- und grünempfindende, schwach die violettempfindende Komponente; Empfindung: gelb.

Das einfache Grün erregt stark die grünempfindende, viel schwächer die beiden anderen Komponenten; Empfindung: grün.

Das einfache Blau erregt mäßig stark die grün- und violettempfindende, schwach die rotempfindende Komponente; Empfindung: blau.

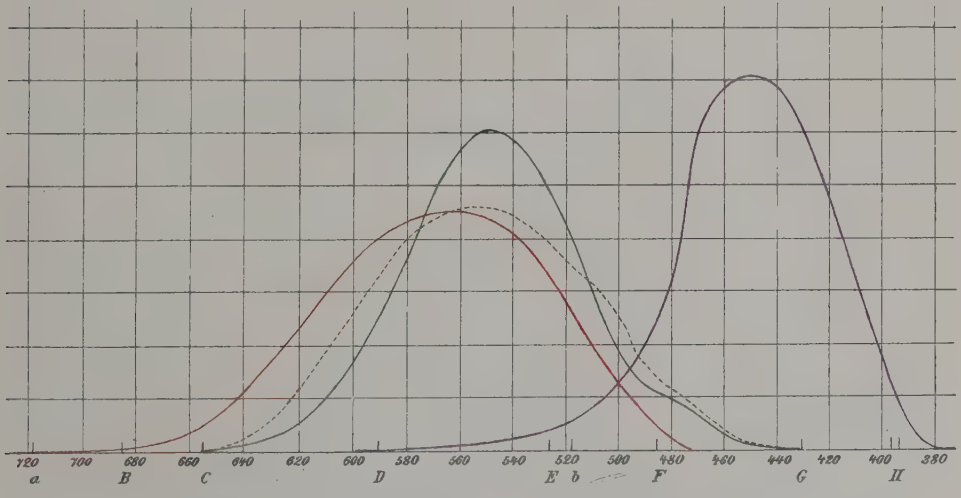
Das einfache Violett erregt stark die gleichnamige, schwach die anderen Komponenten; Empfindung: violett.

Erregung aller Komponenten von ziemlich gleicher Stärke gibt die Empfindung von Weiß oder weißlichen Farben.



Figur 137. Die Erregbarkeit der verschiedenen Komponenten des Sehorgans durch Lichtstrahlen von verschiedener Wellenlänge, nach Helmholtz.

Nach der Dreifarbentheorie ist Schwarz nur ein sehr lichtschwaches Weiß; zwischen Schwarz und Weiß findet sich also keine qualitative, sondern nur eine quantitative Differenz.



Figur 138. Die Erregbarkeit der verschiedenen Komponenten des Sehorgans durch Lichtstrahlen von verschiedener Wellenlänge, nach König und Dieterici.

Da nach dieser Hypothese das Farbensystem eines normal sehenden Menschen die Annahme von drei Grundfarben fordert, nennt man die Augen dieser Klasse trichromatisch.

Von der Young-Helmholtzschen Hypothese ausgehend haben König und Dieterici sehr ausgedehnte Messungsreihen ausgeführt und aus denselben

die Form ihrer Empfindlichkeitskurven für drei Elementarempfindungen berechnet. Da sie gefunden haben, daß in dem äußersten Rot und in dem äußersten Violett nur Unterschiede der Helligkeit, nicht aber solche des Farbentones zu finden sind und diese Strecken vom Beginn des leuchtenden Spektrums bis etwa zur Wellenlänge 655 nahe der Linie *C*, sowie von der Wellenlänge 430, nahe der Linie *G*, bis zum violetten Ende des Spektrums reichen, so müssen diese Strecken des Spektrums allein die rot- bzw. violettempfindenden Fasern reizen. Die Ergebnisse, welche Mittelwerte für die beiden Autoren darstellen, sind in der Figur 138 graphisch wiedergegeben.

Rayleigh, Donders u. a. haben bemerkt, daß unter den Trichromaten zwei verschiedene Gruppen zu unterscheiden sind. Zu der einen, der öfter vorkommenden und also typischen gehören Augen, deren Farbensystem hier graphisch dargestellt ist. Die Augen der anderen Gruppe sind dadurch charakterisiert, daß die Grünkurve (die unterbrochene grüne Linie in Fig. 138) namentlich in ihrem vorderen Teile sich der Rotkurve beträchtlich nähert. Die Abweichung zwischen diesen Arten trichromatischer Augen zeigt sich deutlich, wenn man von ihnen das Verhältnis bestimmen läßt, in welchem spektrales Rot (670 $\mu\mu$) und Grün (545 $\mu\mu$) zu Goldgelb (589 $\mu\mu$) verbunden werden. Die Augen der zweiten Gruppe nehmen dazu beträchtlich mehr Grün als die normalen Augen und werden daher von v. Kries als „grün-anomale" bezeichnet. Es finden sich noch Trichromaten, welche bei Mischung von spektralem Rot und Grün zu Gelb viel mehr Rot nehmen als die normalen Trichromaten; sie werden als „rot-anomale" gekennzeichnet.

Im Vergleich mit den normalen Trichromaten zeigen die anomalen eine mehr oder minder hochgradige Farbenschwäche. Die Zeiten, die sie zum Erkennen einer Farbe brauchen, sind erheblich größer als bei den normalen und weichen für die einzelnen Farben erheblich voneinander ab, indem z. B. beim grünanomalen das Zustandekommen der Grünempfindung eine längere Zeit beansprucht als das der Rotempfindung. Auch sind die anomalen Trichromaten für die richtige Erkennung der Farbe in höherem Grade als die normalen von dem Gesichtswinkel, unter welchem die Farbe gesehen wird, abhängig, usw. (Donders, Guttmann).

Daß die soeben erwähnten Unterschiede des Farbensystems bei verschiedenen Trichromaten lediglich auf eine verschieden hochgradige Pigmentierung der Netzhaut zurückzuführen seien, ist durch Versuche von König und v. Kries ausgeschlossen, und die betreffenden anomalen trichromatischen Systeme müssen also von einer abweichenden Beschaffenheit der Komponenten selbst bedingt sein.

König ist gewillt, in den Stäbchen, bzw. dem Sehpurpur den Träger der Blaukomponente zu sehen; die Empfindung blau würde durch die Zersetzung des Sehpurpurs ausgelöst werden, und dieser Auffassung gemäß wäre die der Stäbchen ermangelnde Netzhautgrube blaublind. Dieser Angabe ist indes von mehreren Seiten (Hering, v. Kries, Gad) widersprochen worden: rein blaue Objekte von nicht gar zu geringer Lichtstärke werden sicher blau gesehen, auch wenn ihr Bild ganz auf die Fovea fällt.

Es gibt aber auch Augen mit anderen Farbensystemen, Augen, für welche zu jedem homogenen Licht eine gleicherscheinende Mischung zweier bestimmter Lichter, eines lang- und eines kurzwelligen gefunden werden kann; das Farbensystem ist also hier dichromatisch. Diese abnorme Beschaffenheit des Farbensinnes ist in der Regel angeboren und wird als Farbenblindheit bezeichnet. Wenn

nun das Farbensystem des normalen Auges aus drei Komponenten besteht, so könnte dasjenige des Dichromaten aus diesem durch Fehlen eines gewissen Bestandteils entstanden sein. Nach der Young-Helmholtzschen Hypothese wären also drei Arten von Farbenblindheit möglich: Rotblindheit, Grünblindheit und Violettblindheit.

Unter Bezugnahme auf diese Hypothese hat man die bei den verschiedenen Arten von Farbenblindheit auftretenden Verwechselungsfarben theoretisch konstruiert und dieselben auch in der Praxis mehr oder weniger deutlich bestätigt gefunden. Für einen Rotblinden würde das spektrale Rot, welches nur schwach die grünempfindenden, fast gar nicht die violettempfindenden Elemente erregt, dieselbe Empfindung als ein gesättigtes, lichtschwaches Grün erwecken. Spektrales Gelb würde als lichtstarkes gesättigtes Grün erscheinen. Grün und Blau würden, in richtiger gegenseitiger Mischung, dieselbe Empfindung als Weiß hervorrufen. Im brechbarsten Teil des Spektrums kämen nur unerhebliche Differenzen zwischen dem Rotblinden und dem Normalsehenden vor. Bei dem Grünblinden wird das Grün dieselbe Empfindung verursachen wie Weiß und Purpur, da alle drei die noch vorhandenen Komponenten gleichstark reizen usw.

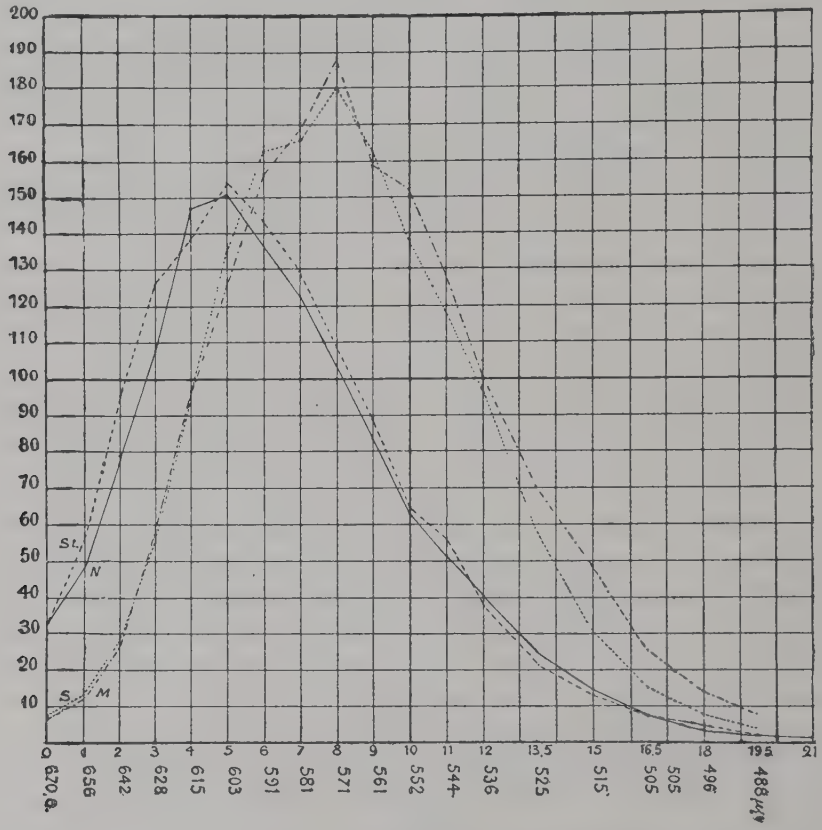
Inwiefern diese Konstruktion richtig ist, darüber ist viel gestritten worden, und nur sehr genaue und eingehende Untersuchungen können hierbei eine bestimmte Antwort geben. Ich muß indes darauf verzichten, eine größere Anzahl solcher Untersuchungen hier zu besprechen, und erwähne nur folgende Beobachtungen von v. Kries, die in dieser Beziehung von großem Interesse sind. v. Kries untersuchte, wie verschiedene Dichromaten (nach der Young-Helmholtzschen Hypothese Rot- und Grünblinde) aus einem langwelligen und einem kurzwelligen Licht eine Mischung zusammenstellten, welche verschiedenen, reinen Spektralfarben genau gleich erschien, und fand, daß sie in bezug auf den kurzwelligen Teil der Mischung keine charakteristischen Differenzen darboten, während sie sich in bezug auf die langwellige Komponente der Mischung in zwei Gruppen teilten, zwischen welchen ein scharfer und typischer Unterschied bestand, und zwar war dieser keineswegs auf eine Differenz der uns bekannten Pigmente der Augenmedien zurückzuführen (vgl. Fig. 139).

Aus diesen und anderen Tatsachen scheint hervorzugehen, daß die Farbensysteme des Rotblinden und des Grünblinden zwei verschiedene Reduktionsformen des normalen trichromatischen darstellen, d. h. aus dem normalen Sehorgan ist durch Fehlen eines Bestandteiles die eine, durch Fehlen eines anderen die andere Form der Farbenblindheit entstanden. Die Fundamentalfarben des Dichromaten sind mit je zweien des Trichromaten identisch. Gleichwohl ist die Bezeichnung Rotblindheit und Grünblindheit keine glücklich gewählte und ist die Quelle endloser Mißverständnisse gewesen. v. Kries schlägt daher vor, sie durch andere Benennungen zu ersetzen, und nennt die Rotblinden Protanopen, die Grünblinden Deuteranopen, um das Fehlen eines ersten, bzw. zweiten Bestandteils in ihren Farbensystemen anzudeuten.

Der Young-Helmholtzschen Hypothese nach hat man noch eine dritte Art von Farbenblindheit — die Violettblindheit — zu erwarten. Die hierüber vorliegenden,

ziemlich spärlichen Erfahrungen ergeben, daß dabei sämtliche Farbenempfindungen durch die Mischung eines langwelligen und eines kurzwelligen Lichtes dargestellt werden können, sowie daß die Verteilung der Eichwerte im Spektrum mit den beiden ersten Kurven des trichromatischen Systems (vgl. II, Fig. 138) ganz gut übereinstimmt, während die dritte vollständig fehlt (Tritanopie).

In dem peripheren Sehen nimmt die Fähigkeit, Farben zu empfinden, allmählich ab. Die hierbei für verschiedene Farben stattfindenden Grenzen



Figur 139. Verteilung der Rotwerte im Dispersionsspektrum des Gaslichtes für zwei Rotblinde (*S.* ·····, *M.* —·—·—·—) und für zwei Grünblinde (*N.* ————, *St.* - - - - - -), nach v. Kries.

sind auch beim völlig normalen Auge von der Lichtstärke, der Sättigung und der Ausdehnung des farbigen Objektes in hohem Grade abhängig. So fand Hess für ein bestimmtes Rot auf grauem Grunde die Grenze bei 20°, wenn der Durchmesser des Objekts nur 7 mm betrug; bei einem Durchmesser von 30 mm wurde die rote Farbe noch bis 32° erkannt. Bei hinreichender Intensität und in genügender Ausdehnung sollen nach Landolt selbst auf der äußersten Peripherie alle Farben gesehen werden können, wie auch Edridge-Green angibt, daß die für photographische Zwecke benutzte rote elektrische Glühlampe bei genügender Lichtstärke bis zu

den äußersten Grenzen des Gesichtsfeldes mit unveränderter Farbe gesehen wird.

Jedenfalls ist doch die Farbentüchtigkeit der peripheren Abschnitte der Netzhaut geringer als die der zentralen, und bei farbigen Objekten mäßiger Größe und Lichtstärke kann man konstatieren, daß schon bei einer verhältnismäßig geringen Entfernung von der Zentralgrube ein Grün (von 495 $\mu\mu$) und ein Rot mit mäßigem Zusatz von Blau gänzlich verschwinden. Mehr peripherwärts werden eine Strecke weit Gelb und Blau noch als Farben erkannt, und zwar werden alle Lichter von größerer Wellenlänge als 495 $\mu\mu$ gelb, alle von kleinerer Wellenlänge blau gesehen. Bei noch größerer Exzentrizität hört auch die Empfindung des Gelb und Blau auf, und die total farbenblinde Zone erscheint (Hess).

v. Kries hat für diese Zone die Helligkeitsverteilung im Spektrum untersucht und dabei gefunden, daß diese beim helladaptierten Auge mit derjenigen für die Netzhaut sonst gültigen ziemlich genau übereinstimmt, sowie daß beim dunkeladaptierten Auge keine merkbare Differenz zwischen den zentraleren und den mehr oder weniger exzentrischen Teilen der Netzhaut existiert. Für die nämliche, stets farblos empfindende Netzhaut ist also das Äquivalenzverhältnis zweier Lichter ein ganz verschiedenes, je nachdem starke Lichter auf die helladaptierte oder schwache auf die dunkeladaptierte Netzhaut einwirken. Die äußerste Peripherie der Netzhaut ist dem Zentrum gegenüber nicht, wie beim total farbenblinden Auge, durch eine Beschränkung auf den Dunkelapparat und Ausfall des Hellapparates, sondern durch eine Einschränkung oder Veränderung in der Funktion des Hellapparates modifiziert. Man könnte daher annehmen, daß auch in der äußersten Peripherie im helladaptierten Auge überwiegend die Zapfen funktionieren und daß die Farbenblindheit auf einer funktionellen Modifikation dieses Apparates, des Hellapparates beruht. Des näheren hierauf einzugehen, würde uns indes zu weit führen (vgl. II, S. 269).

Für die noch farbentüchtige, aber nicht mehr trichromatische intermediäre Zone der Netzhaut gibt v. Kries an, daß die Helligkeitsverteilung bei einem normalen Auge von dem des protanopischen durchaus verschieden ist; auch von dem des deuteranopischen scheint es sich, wenn auch ziemlich wenig, zu unterscheiden. Eine bestimmte theoretische Deutung dieser Erscheinungen stößt vorderhand noch auf so große Schwierigkeiten, daß wir dieselbe hier nicht besprechen können.

Endlich ist zu erwähnen, daß minimale Felder, die unter einem sehr kleinen Gesichtswinkel ($< 2'$) in einer Entfernung um 1.5^0 von Zentrum gesehen werden und keine Farbe, sondern nur Helligkeitsdifferenzen erkennen lassen, in den verschiedenen Teilen des Spektrums die gleiche Verteilung der Helligkeiten wie die Peripheriewerte zeigen (Siebeck).

Die nächste Umgebung des blinden Fleckes ist total farbenblind; außerhalb dieser Zone wird zuerst Blau, dann Gelb und Grün und schließlich auch Rot erkennbar. Gegen den blinden Fleck hin verschwinden also die Farben in derselben Ordnung wie in den peripheren Abschnitten der Netzhaut (Haycraft).

Die Frage, wie die Farbenblinden die Farben eigentlich sehen, kann natürlich nur durch Fälle, wo allein das eine Auge an angeborener Farbenblindheit leidet, beantwortet werden. Hippel und Holmgren haben zwei solche Fälle untersucht. Eine nähere Beschreibung dieser Fälle kann indes hier nicht in Frage kommen; es sei nur bemerkt, daß in dem

einen aus dem Vergleich der von dem dichromatischen und dem trichromatischen Auge erhaltenen Empfindungen hervorging, daß das gemischte weiße Tageslicht auch von dem farbenblinden Auge farblos gesehen wurde.

Von einem ähnlichen Fall erwähnt Edridge-Green, daß das Spektrum vom farbenblinden Auge fast grau mit einer Beimischung von Rot an dem einen und von Violett an dem anderen Ende erschien.

B. Die Theorie der Gegenfarben. Gleichwie die Dreifarbentheorie geht auch diese von der Annahme aus, daß unsere gesamten Gesichtsempfindungen von dem Zusammenwirken einiger weniger Komponenten im Sehorgan (Sehsubstanzen) bedingt werden. Nach jener Theorie sind diese Sehsubstanzen in der Netzhaut selbst vorhanden; die Theorie der Gegenfarben läßt es aber ganz unentschieden, in welchem oder welchen Teilen des Sehorgans (Netzhaut, Opticus usw. bis zu den entsprechenden Hirnteilen inkl.) sie zu finden sind.

Die Dreifarbentheorie erklärt die Empfindung Weiß, wie schon bemerkt, als das Resultat einer gleichstarken Erregung der drei Komponenten und faßt Weiß und Schwarz nur als quantitativ verschiedene Empfindungen auf. Nach der Theorie von Hering stellen aber Weiß und Schwarz zwei verschiedene Qualitäten der Empfindung dar, und zwar werden sie aus verschiedenartigen chemischen Prozessen in einer besonderen, schwarzweiß empfindenden Sehsubstanz hergeleitet, welche mit dem Stäbchenapparat, wie er von v. Kries und Parinaud (vgl. II, S. 268) aufgefaßt wird, gar nichts zu tun hat. Die Empfindung Weiß entsteht bei einer in dieser Substanz stattfindenden Dissimilierung, die von Schwarz durch eine daselbst vorhandene Assimilierung (vgl. die mit dieser Auffassung übereinstimmenden allgemeinen Anschauungen Herings I, S. 27). Die Helligkeit und Dunkelheit einer farblosen Empfindung ist dementsprechend durch das Verhältnis bestimmt, in welchem die Intensität der Dissimilierung zu der der gleichzeitigen Assimilierung steht.

Im Gegensatz zu der Dreifarbentheorie nimmt Hering vier Grundfarben an: Rot, Gelb, Grün und Blau. Diese werden dadurch charakterisiert, daß sie gleichsam ohne jeden Beigeschmack einer anderen Farbe vorkommen können, oder wenn sie einen solchen deutlich erkennen lassen, doch nur in eine, nie aber in zwei andere zugleich spielen können. Gelb kann ins Rote oder ins Grüne, nicht aber ins Blaue, Blau nur entweder ins Rote oder ins Grüne, Rot nur entweder ins Gelbe oder ins Blaue spielen.

Dagegen sind einerseits Rot und Grün, andererseits Gelb und Blau nie gleichzeitig in einer Farbe deutlich bemerkbar. Da also das Vorhandensein einer deutlich roten Empfindung die deutlich grüne ausschließt, das Vorhandensein der blauen die gelbe und umgekehrt, nennt Hering die sich ausschließenden Grundfarben Gegenfarben: Rot und Grün, Gelb und Blau sind demnach Gegenfarben.

Ebenso wie die Empfindungen von Weiß und Schwarz durch Prozesse bedingt werden, welche in entgegengesetzter Richtung in der schwarzweißen

Sehsubstanz stattfinden, werden nach Hering die einander entsprechenden Gegenfarben durch Assimilierung bzw. Dissimilierung in zwei weiteren, von ihm angenommenen Sehsubstanzen, der rotgrün und der gelbblau empfindenden, hervorgerufen. Rot und Gelb würden durch dissimilatorische, Grün und Blau durch assimilatorische Vorgänge entstehen.

Der Hauptsatz der Hering'schen Theorie besteht also darin, daß sich die Grundempfindungen der Sehsubstanz zu drei Paaren ordnen: Schwarz und Weiß, Gelb und Blau, Rot und Grün. Jedem dieser drei Paare entspricht ein Dissimilierungs- und ein Assimilierungprozeß besonderer Qualität.

Über die Art und Weise, in welcher Hering seine Grundanschauungen weiter entwickelt, ist noch folgendes mitzuteilen.

Die schwarzweiße Sehsubstanz ist im Sehorgan viel reichlicher enthalten als die beiden anderen, welche letzteren übrigens unter sich nicht gleich sind. In allen drei Sehsubstanzen findet fortwährend gleichzeitig Dissimilierung und Assimilierung statt. Entsprechend der verschiedenen Quantität dieser Substanzen ist aber im allgemeinen auch die Dissimilierung und Assimilierung der schwarzweißen Substanz viel bedeutender als die der beiden farbigen Substanzen; daher ist das Gewicht[1]) der immer gleichzeitig vorhandenen sechs Grundempfindungen ein sehr verschiedenes: relativ groß das der schwarzen und weißen, sehr klein das der vier farbigen Grundempfindungen.

Infolgedessen treten die farbigen Empfindungen nur unter besonders günstigen Umständen über die Schwelle, in der Regel werden sie von den gleichzeitigen schwarzweißen Empfindungen übertönt und sind immer von diesen stark verunreinigt.

Alle Strahlen des sichtbaren Spektrums wirken dissimilierend auf die schwarzweiße Substanz, aber die verschiedenen Strahlen in verschiedenem Grade. Auf die gelbblaue oder die rotgrüne Substanz dagegen wirken nur gewisse Strahlen dissimilierend, gewisse andere assimilierend und gewisse Strahlen gar nicht.

Gemischtes Licht erscheint farblos, wenn es sowohl für die gelbblaue als für die rotgrüne Substanz ein gleichstarkes Dissimilierungs- wie Assimilierungsmoment setzt, weil dann beide Momente sich gegenseitig aufheben und die Wirkung auf die schwarzweiße Substanz rein hervortritt.

Zwei objektive Lichtarten, welche zusammen Weiß geben, sind also nicht als „komplementäre", sondern als antagonistische Lichtarten zu bezeichnen, denn sie ergänzen sich nicht zu Weiß, wie sich die Dreifarbentheorie es vorstellt, sondern lassen dieses nur rein hervortreten, weil sie als Antagonisten sich gegenseitig ihre Wirkung unmöglich machen.

Gegenfarben können an einer und derselben Stelle gar nicht gleichzeitig über die Schwelle treten, sondern entweder nur eine Grundfarbe oder ein Gemisch zweier, welche nicht Gegenfarben sind. Dies hat seinen Grund darin, daß durch farbiges Licht immer

---

[1]) Nach Hering bestimmt die absolute Größe eines gegebenen psycho-physischen Prozesses das Gewicht der entsprechenden Empfindung. Liegen einer Empfindung, wie z. B. dem Grau, zwei gleichzeitige psycho-physische Prozesse verschiedener Qualität zugrunde, so gibt die Summe der Größen beider Prozesse das Gewicht der resultierenden oder Mischempfindung. Die Deutlichkeit, mit welcher in einer solchen zusammengesetzten Empfindung jede einzelne relativ einfache Empfindung hervortritt, hängt ab von dem Verhältnisse, in welchem ihr eigenes Gewicht zum Gesamtgewichte der resultierenden Empfindung steht. So ist die Helligkeit einer grauen Empfindung bestimmt durch das Verhältnis des Gewichtes der weißen Empfindung (oder der Größe der Dissimilierung) zum Gesamtgewichte der grauen Empfindung, d. h. zur Summe der Gewichte der weißen und der schwarzen Empfindung.

nur einer von zwei Gegenfarben zu einem relativ starken Gewichte verholfen werden kann. Denn wenn wir einem ebenwirkenden farbigen Lichte solches Licht in mäßiger Menge beimischen, welches für sich allein die Gegenfarbe hervorrufen würde, so schwächen wir damit wegen der antagonistischen Wirkungen beider Lichtarten zunächst die Wirkung des ersten Lichtes, mindern also das Gewicht der ersten Farbe, ohne die Gegenfarbe zu verstärken, und erreichen somit das Gegenteil von dem, was wir beabsichtigten.

Da die Größe der Dissimilierung oder Assimilierung, welche durch einen Lichtreiz in einer der drei Sehsubstanzen bedingt wird, nicht allein von der Intensität des Reizes, sondern auch von der Erregbarkeit der Sehsubstanzen abhängt, so kann je nach der Stimmung des Sehorgans ein und dasselbe objektive Lichtgemisch heller oder dunkler, farbig oder farblos erscheinen.

Diejenige Grundempfindung, welche das relativ stärkste Gewicht hat, gibt der Gesamtempfindung hauptsächlich Charakter und Namen.

Wenn das Sehorgan so lange verdunkelt gewesen ist, daß sich in demselben ein Zustand hergestellt hat, bei welchem die Dissimilierung in allen drei Sehsubstanzen ebenso groß wie die Assimilierung ist, und nun ein Teil derselben durch farbig erscheinendes Licht nicht übermäßig gereizt wird, so wird die Stimmung dieses Teiles immer derart geändert, daß die Erregbarkeit für die eben empfundene Farbe abnimmt und nach Schluß der Reizung kleiner ist als die Erregbarkeit für die Gegenfarbe. Jedes gemischte Licht, welches vorher farblos empfunden worden ist, wird jetzt mit einer Beimischung dieser Gegenfarbe, oder wenn zuvor ein Gemisch zweier Grundfarben gesehen wurde, mit einer Beimischung beider Gegenfarben gesehen. Aus diesem Gesichtspunkte werden also die farbigen Nachbilder erklärt. (Über die theoretische Erklärung der negativen, farblosen Nachbilder, vgl. unten S. 289.)

Was endlich die Farbenblindheit betrifft, so reduziert Hering dieselbe, seiner Farbentheorie gemäß, auf Rotgrünblindheit und Gelbblaublindheit. Dem Rotgrünblinden fehlt die rotgrüne Sehsubstanz: er sieht alles farblos, was anderen in einer der beiden Grundfarben Rot und Grün erscheint; in allen Rot und Grün enthaltenden Mischfarben sieht er nur das Gelb oder Blau; usw.

f. Der simultane Kontrast.

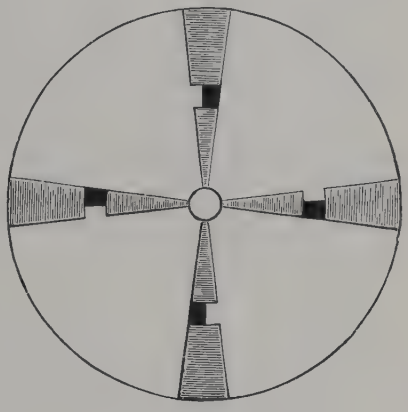
Der Begriff des simultanen Kontrastes läßt sich am einfachsten durch einige konkrete Beispiele darlegen. Man lege ein schwarzes und ein weißes Papier von 6×5 cm nebeneinander und auf dieses je ein kreisrundes graues Papier von etwa 2 cm Durchmesser; obgleich letztere genau die gleiche Helligkeit haben, erscheint dennoch das auf weißem Grunde liegende auffallend schwärzlicher als das vom Schwarz umgebene. — Wenn man auf eine weiße Scheibe längs eines Radius treppenförmig angeordnete, gleichbreite schwarze Sektoren anbringt, so erscheinen beim Umdrehen mehrere konzentrische Ringe, von denen die äußeren immer heller sind als die nächstliegenden inneren. Innerhalb eines jeden solchen Ringes ist die Winkelbreite der schwarzen Flächenstücke konstant, also auch die Helligkeit bei schnellem Umdrehen; nur von dem einen Ringe zum anderen wechselt die Helligkeit. Und doch erscheint jeder Ring nach innen zu, wo sich der nächst dunklere anschließt, heller, nach außen zu, wo sich der nächst hellere anschließt, dunkler.

Wenn man auf eine Scheibe, wie Figur 140, schmale farbige Sektoren auf weißen Grund setzt, sie aber in mittlerer Entfernung vom Mittelpunkte durch einen aus Schwarz und Weiß zusammengesetzten Streifen unterbricht, so sollte beim Umdrehen eigentlich ein grauer ringförmiger Streifen auf schwach gefärbtem, weißlichem Grunde entstehen. Der Ring sieht aber nicht grau aus, sondern hat die komplementäre Farbe des Grundes.

Wenn man einen Abend im Mondeslicht promeniert und das Gaslicht brennt, so wirft der eigene Körper zwei Schatten. Der eine Schatten entspricht dem Mondeslicht, der andere der Gasflamme. Der Grund wird vom Mond und von der Gasflamme beleuchtet und hat also die gelbrote Farbe der letzteren. Auch der dem Mondeslicht entsprechende Schatten ist gelbrot, denn er wird ja von der Gasflamme beleuchtet. Der andere, von dieser geworfene Schatten, der nur vom Mondeslicht beleuchtet ist, sollte also grau sein. Er ist es aber nicht, sondern hat statt dessen eine blaue Farbe, d. h. dieser Schatten nimmt die Komplementärfarbe des Bodens an.

Der simultane Kontrast besteht also darin, daß ein helles Objekt in der Nähe eines dunkleren an Helligkeit gewinnt, und umgekehrt, sowie daß ein farbiges Objekt einem nicht farbigen seine Komplementärfarbe erteilt.

Kontrasterscheinungen begegnen uns unaufhörlich und können den Eindruck von Farbenzusammenstellungen in vielerlei Weise beeinflussen. Wenn man z. B. auf ein rotes Zeug ein Muster mit schwarzer Farbe druckt, so erscheint das Muster nicht schwarz, sondern, wegen des Kontrastes, grünblau. Damit das Muster wirklich schwarz erscheine, muß zu der schwarzen Farbe ein klein wenig von der Farbe des Grundes gemischt werden, d. h. das Muster wird in dem vorliegenden Beispiel mit einem sehr dunklen Rot zu drucken sein. Das durch den Kontrast hervorgerufene Grünblau mischt sich dann mit dem Rot des Musters zu einem sehr lichtschwachen Weiß, und das Muster erscheint daher schwarz und nicht mehr grünblau (Chevreul).



Figur 140. Nach Helmholtz.

Auch wenn ein farbiges Muster auf einen verschiedenfarbigen Grund gedruckt wird, wird es von der Farbe des Grundes beeinflußt. Es sei, daß wir auf einen roten Grund ein violettes Muster drucken. Wäre das Muster schwarz gewesen, so wäre es, wie schon bemerkt, grünblau erschienen. Nun ist es aber violett; diese Farbe mischt sich daher mit dem durch den Kontrast erzeugten Grünblau; also bekommt für unser Auge das Muster eine wasserblaue Farbe. Oder im allgemeinen, wegen des Kontrastes bekommt ein farbiges Muster, welches auf einem verschiedenfarbigen Grund angebracht ist, diejenige Farbe, die durch Mischung seiner eigenen Farbe mit der Komplementärfarbe des Grundes erhalten wird.

In derselben Weise wie das Muster von der Farbe des Grundes beeinflußt wird, übt es seinerseits Einfluß auf diese aus. Wenn das Muster nur einen kleinen Teil des Grundes einnimmt, so tut dies nicht so viel. Dagegen tritt die Veränderung in der Farbe des Grundes deutlich hervor, wenn das Muster einen beträchtlicheren Teil des Grundes füllt.

Hieraus folgt endlich, daß, wenn Muster und Grund Komplementärfarben sind, sie sich gegenseitig erhöhen, sowie daß dasselbe auch in bezug auf Schwarz und Weiß gelten muß, was für die Sehschärfe nicht ohne wesentliche Bedeutung ist.

Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß die Kontrasterscheinungen vollkommen subjektiven Ursprunges sind und nicht von irgendwelchem objektiven Einfluß der einen Farbe auf die andere bedingt sein können.

Nach Helmholtz soll hier eine Täuschung des Urteils vorliegen, zu deren Charakteristik folgende Deutung des Schattenversuches dienen mag, die mutatis mutandis auch für die übrigen Kontrasterscheinungen durchzuführen ist. Wir sind gewöhnt, von allen farbigen Flächen ohne Unterschied, soweit sie im Bereich der farbigen Beleuchtung sind, die Farbe der Beleuchtung abzuziehen, um die Körperfarbe zu finden. Kommen Gaslicht und Mondeslicht zusammen, so ist die Beleuchtung des Grundes weißlich gelbrot. Dieses Gelbrot der Beleuchtung subtrahieren wir nun nicht allein von der Farbe des Grundes, sondern auch von der des Schattens, zu dem gar kein Gaslicht gelangt, und halten diesen für blau, während er weiß ist.

Demgegenüber hat Hering, auf vielfach variierte Versuche gestützt, verschiedene Einwendungen gemacht, und es ist ihm für viele Fälle wenigstens gelungen nachzuweisen, daß der simultane Kontrast keine Urteilstäuschung ist, sondern auf einer Einwirkung benachbarter Netzhautstellen[1]) beruht. Der Erregungszustand einer Netzhautstelle *A* ist stets mitbedingt durch den physiologischen Zustand der ganzen übrigen Netzhaut und insbesondere derjenigen Teile derselben, welche der Stelle *A* benachbart sind. Wenn also die Stelle *A* auch von einem ganz konstanten Reize getroffen wird, so kann doch ihr Erregungszustand sehr erhebliche Änderungen erfahren, sobald durch wechselnde Lichtstärke der Erregungszustand der übrigen Netzhaut verändert wird. Jede Steigerung des die übrige Netzhaut treffenden Lichtreizes ändert den Zustand der Stelle *A* derart, daß die entsprechende Empfindung dunkler oder minder hell wird, setzt also ihre Erregung herab: jede Minderung der Reizung der übrigen Netzhaut aber ändert den Zustand der Stelle *A* derart, daß die ihr entsprechende Empfindung heller wird, und steigert also ihre Erregung.

Nach Herings allgemeinen Anschauungen über die Vorgänge in der lebendigen Substanz und speziell im Sehorgan wird diese Auffassung in der Weise näher formuliert, daß jedes Element, dessen Dissimilation größer ist als seine Assimilation, in seiner Umgebung einen Zuwachs zu derjenigen Assimilation, welche ohnedies hier stattfinden würde, bewirkt; und umgekehrt, jedes Element, dessen Assimilation größer ist als seine gleichzeitige Dissimilation, induziert in der Umgebung einen Zuwachs zu der daselbst anderweitig bedingten Dissimilation. Wenn endlich in einem Element der Sehsubstanz Dissimilation und Assimilation gleichgroß sind und also die Sehsubstanz unverändert verharrt, wird keinerlei Wirkung auf den Stoffwechsel der Umgebung ausgeübt.

Dasselbe, was hier betreffend den Helligkeitskontrast ausgeführt ist, gilt nun nach Hering auch von dem Farbenkontrast: d. h. wenn die Stelle *A* weißem Licht ausgesetzt ist und die übrige Netzhaut von z. B. gelbrotem

[1]) Wenn Hering von Netzhautstellen spricht, so meint er darunter nicht bloß die im Augapfel selbst gelegenen Teile des Sehapparates, sondern auch die mit der eigentlichen Netzhaut in näherer Verbindung stehenden Nervenfasern und Hirnteile, soweit sie beim Zustandekommen einer Lichtempfindung mitbeteiligt sind (vgl. II, S. 284).

Licht beleuchtet wird, so wird hierdurch die Erregung der Stelle *A* für gelbrotes Licht herabgesetzt, und also erscheint das weiße Feld in der Gegenfarbe usw.

Auch für die Schärfe, mit welcher wir äußere Objekte wahrnehmen können, ist nach Hering die Wechselwirkung im Sehorgan von großer Bedeutung, indem sie dort, wo durch Abirrung Licht verloren geht, den dadurch bedingten Helligkeitsverlust mehr oder minder entsprechend ersetzt, dort aber, wo das abgeirrte Licht fälschlich hingerät, es durch Verdunkelung unschädlich macht und also die verwaschenen Konturen des Netzhautbildes (vgl. II, S. 225, 226) gewissermaßen retuschiert.

Endlich spielen die Einwirkungen benachbarter Netzhautstellen aufeinander noch für das Zustandekommen der farbigen und farblosen, positiven und negativen Nachbilder eine wesentliche Rolle.

Ein weiteres Beispiel davon, daß sich die Erregungen zweier aneinander stoßender Netzhautstellen gegenseitig beeinflussen, stellt die Tatsache dar, daß kleine lichtschwache Objekte unsichtbar sind, während ebenso lichtschwache, aber größere Objekte noch unterschieden werden können. Im Zusammenhang damit steht auch die Erfahrung, daß Erregungen mehrerer, durch Zwischenräume getrennter Netzhautstellen, wenn ihre Intensität ein gewisses Maß nicht überschreitet, zu einer auf das betroffene Netzhautgebiet beschränkten, gleichmäßigen Erregung konfluieren, und zwar ist die Intensität dieser letzteren dieselbe, als würden die vorhandenen Reize in vollkommener Verteilung auf das genannte Gebiet einwirken (Exner; vgl. Talbots Satz, II, S. 262).

Dritter Abschnitt.

Die Bewegungen des Auges und die Gesichtswahrnehmungen.

§ 1. Die Augenmuskeln und ihre Wirkungen.

a. Anatomie der Augenmuskeln.

Die Augenhöhle enthält sieben quergestreifte Muskeln, von denen einer das obere Augenlid hebt und die übrigen das Auge selbst in verschiedenen Richtungen bewegen.

Die eigentlichen Augenmuskeln sind vier gerade und zwei schiefe.

Die vier geraden Augenmuskeln werden nach ihrer Lage als MM. rectus superior und inferior, MM. rectus externus und internus bezeichnet. Sie entspringen an der Spitze der Orbitalpyramide vom Periost derselben mit kurzen Sehnen innerhalb eines die Mündung des Canalis opticus und einen Teil der Fissura orbitalis superior umziehenden Saumes. Von ihrem Ursprungspunkte aus verlaufen die geraden Augenmuskeln zunächst geradeswegs in geringer Entfernung von den entsprechenden Wandungen der Augenhöhle. In der Querschnittebene des hinteren Augenpols angelangt, wenden sie sich sodann in sanften Bogen zu ihren vor dem Äquator des Augapfels an der Oberfläche des letzteren gelegenen Insertionslinien. In etwa 4—8 mm Entfernung von ihrer Insertion gehen ihre Muskelbäuche in die Sehnen über. Der Ansatz dieser Sehnen an der Oberfläche der Sehnenhaut erfolgt in verschiedener Entfernung

von dem Hornhautrande, und zwar inserieren die Sehnen der MM. rectus ext. und int. in 7.1 bzw. 6.9 mm Entfernung, die der MM. rectus superior und inferior in 7.5—8.0 bzw. 7.9—6.8 mm Entfernung von dem Hornhautrande.

Der M. obliquus superior entspringt etwa 2 mm medianwärts und nach vorn von der Augenhöhlenöffnung des Canalis opticus außerhalb des Ursprungsringes der MM. recti. Der Muskelbauch verläuft geradewegs nach vorn und wird an der Fossa trochlearis der Orbitalwand sehnig. Die Sehne wird alsbald von der bisherigen Richtung des Muskels abgelenkt, indem sie sich um die Trochlea schlägt, sich nach hinten und lateralwärts wendet und an eine Stelle der Oberfläche der Sclera befestigt, welche auf der oberen Seite derselben hinter dem Äquator bulbi gelegen und etwa 18 mm vom Hornhautrande entfernt ist.

Der M. obliquus inferior entspringt mit kurzer Sehne vorn am Boden der Orbita von der Orbitalplatte des Oberkiefers. Der Muskelbauch wendet sich in sanftem Bogen lateral- und aufwärts und gelangt so zum lateralen Umfang des Augapfels, an welchem sich seine Sehne mit der Sehnenhaut verbindet. Die Insertionslinie gehört der hinteren Hälfte des Augapfels an und liegt mit ihrem oberen hinteren Ende in nur 2 mm Entfernung vom hinteren Pole und im horizontalen Meridian des Augapfels. Von diesem am höchsten gelegenen Punkte steigt die Ansatzlinie nach vorn ein wenig herab.

Bei ihrer Kontraktion werden die Augenmuskeln vom Bulbus abgewickelt. Hierdurch werden Zerrungen und Dislokationen des Auges vermieden (Fick).

b. Die Wirkungen der Augenmuskeln.

Bei der Darstellung, wie die Augenmuskeln die Bewegungen des Auges vermitteln, nehmen wir an, daß sämtliche Augenbewegungen durch Drehungen um einen bestimmten Drehpunkt, der etwa 13.5 mm hinter dem Hornhautscheitel und 1.3 mm hinter dem Mittelpunkt des Auges liegt, stattfinden — was in der Tat nur annähernd richtig ist, sowie daß bei gerade gehaltenem Kopf die beiden Gesichtslinien horizontal und parallel geradeaus gestellt sind (Primärstellung der Augen).

Die Messungen, welche über den Ursprungs- und Ansatzpunkt der verschiedenen Muskeln in bezug auf ein rechtwinkliges Koordinatensystem, dessen Anfangspunkt mit dem Drehpunkt des Auges zusammenfällt und dessen eine Achse von der Gesichtslinie gebildet wird, ausgeführt wurden, haben ergeben, daß die drei Muskelpaare keine direkten Antagonisten sind, indem weder die Drehungsachse des M. rectus superior mit der des M. rectus inferior, noch die des M. rectus externus mit der des M. rectus internus oder die des M. obliquus superior mit der des M. obliquus inferior zusammenfällt. Die Differenzen der Winkel, welche die Drehungsachsen bei den verschiedenen Muskelpaaren mit den Achsen des Koordinatensystems bilden, betragen bis zu 6° (Winkel zwischen den Drehungsachsen der MM. obliqui und der sagittalen Achse). Der Einfachheit wegen werden wir aber diese Differenzen vernachlässigen und nehmen also an, daß jedes Muskelpaar das Auge um eine und dieselbe Achse dreht (Volkmann).

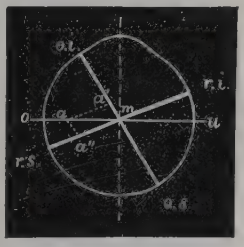
Die Winkel, welche die Drehungsachsen der beiden horizontalen Muskeln (MM. rectus externus und internus) mit der senkrechten Achse des Koordinatensystems bilden, sind nach Volkmann 1° 1′ bzw. 178° 35′,

also richten diese Muskeln die Gesichtslinie nicht bloß nach innen und außen, sondern gleichzeitig nach oben. Da indes der betreffende Winkel nur klein ist, nimmt man allgemein an, daß diese Muskeln das Auge um eine senkrechte Achse in der Primärstellung drehen.

Die Achsen derjenigen Muskeln, welche die Gesichtslinie nach oben oder nach unten drehen, stehen nicht senkrecht gegen die Gesichtslinie, sondern bilden mit ihr einen Winkel, der für die MM. rectus superior und inferior etwa 66° und für die MM. obliquus superior und inferior etwa 33° bzw. 40° beträgt. Bei ihrer Kontraktion drehen diese Muskeln also die Gesichtslinie nicht einfach nach oben und unten, sondern gleichzeitig nach innen oder außen. Übrigens liegen die betreffenden Achsen nicht in der von den horizontalen Achsen des Koordinatensystems bestimmten Ebene, sondern weichen ziemlich beträchtlich davon ab.

Man macht auch hier allgemein eine Vereinfachung und stellt sich vor, daß die Drehungsachsen der betreffenden Muskeln in der Horizontalebene liegen.

Die Lage der Achsen für das linke Auge würde dann die in der Figur 141 ausgedrückte sein. Hier stellt *rs—ri* die gemeinschaftliche Achse der Recti sup. und inf. und *os—oi* die der Obliqui dar. Die bei isolierter Tätigkeit jedes dieser Muskeln stattfindende Bewegung des Auges findet man, wenn man sich so stellt, daß die dem betreffenden Muskel zugehörige (durch die Buchstaben in der Figur erkenntliche) Achse mit der Gesichtslinie zusammenfällt und sich denkt, daß die Drehung um die Achse so erfolgt wie die des Uhrzeigers bei Betrachtung eines Zifferblattes. Die Drehungsachse der MM. rectus externus und internus steht dann im Punkte *m* senkrecht auf der Ebene des Bildes, und zwar entspricht ihre obere Hälfte dem R. internus, die untere dem R. externus.



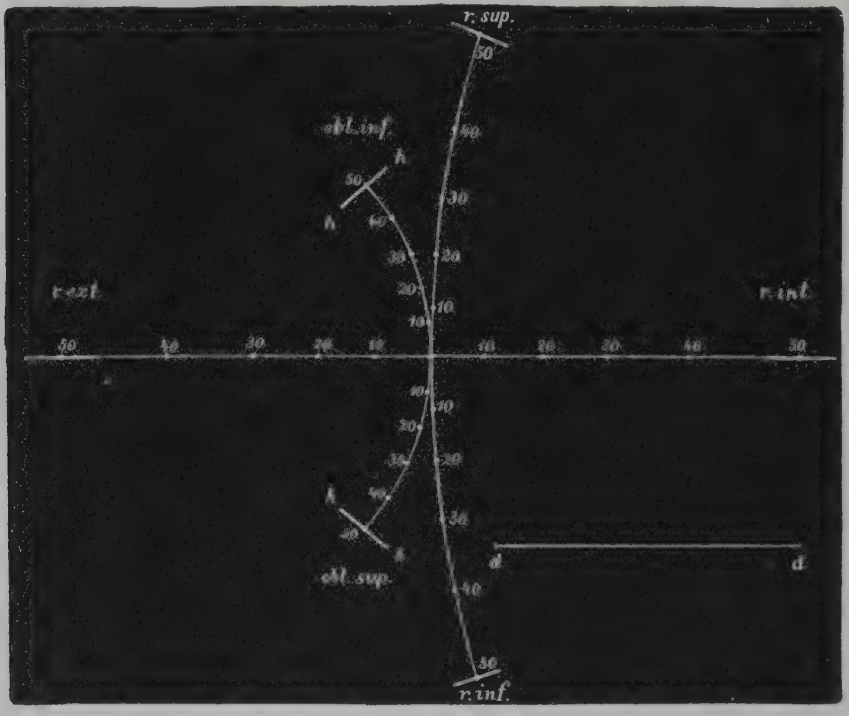
Figur 141. Schema der Drehungsachsen der Augenmuskeln (linkes Auge), nach Hering.

Figur 142 versinnlicht nach Hering annähernd die Bahnen, welche die Gesichtslinie des linken Auges auf einer zur Primärstellung senkrechten und um die Strecke *dd* vom Drehpunkte abstehenden Ebene beschreiben müßte, wenn das Auge um eine der genannten sechs Halbachsen gedreht würde. Am Ende jeder Blickbahn ist durch einen Strich die Lage des horizontalen Augenmeridians am Ende der Bewegung angegeben. Die Länge jeder Bahn entspricht einer Drehung des Auges um 50°; die Zahlen geben die Größe der erfolgten Drehung an.

Aus dem hier Ausgeführten geht hervor, daß es auch bei absichtlicher Vereinfachung nur durch geeignete Zusammenwirkung von wenigstens zwei Augenmuskeln möglich ist, die Gesichtslinie längs einer vertikalen Linie zu führen, und zwar müssen bei der Bewegung nach oben der Rectus superior und Obliquus inferior, und bei der Bewegung nach unten der Rectus inferior und Obliquus superior tätig sein. Jene unterstützen einander in der Drehung nach oben, sind dagegen in bezug auf die Rollung nach außen und innen Antagonisten: dadurch kann also eine Kompensation der Rollung erzielt werden. Ganz dasselbe gilt von den Muskeln, welche das Auge nach unten drehen.

Da wir nun aber wissen, daß die Achsen der verschiedenen Augenmuskeln tatsächlich eine minder einfache Lage als die hier angenommene besitzen, so müssen wir mit Volkmann betonen, daß selbst die scheinbar einfachsten Bewegungen des Auges nicht ohne ein gleichzeitiges Zusammenwirken mehrerer (aller) Muskeln ausführbar sind.

Die Inanspruchnahme der verschiedenen Augenmuskeln bei der Drehung des Auges nach oben oder nach unten ist bei verschiedenen Augenstellungen von verschiedenem Umfang. Die obige Darstellung bezieht sich auf den Fall, wenn die Gesichtslinien geradeaus gerichtet sind. Wenn das Auge dagegen nach innen gewendet wird, so stellt es sich wegen des Verlaufes der Augenmuskeln immer mehr so, daß die Hebung des Auges allein vom M. obl. inf., die Senkung allein vom M. obl. sup. be-



Figur 142. Die Bahnen der Gesichtslinie bei isolierter Tätigkeit der einzelnen Augenmuskeln, nach Hering.

sorgt wird, und umgekehrt, in einer starken Lateralstellung ist der M. rectus superior allein der Heber, der M. rectus inferior allein der Senker.

Durch Berechnung der Versuchsresultate früherer Autoren hat Zoth gezeigt, daß bei allen Seitenwendungen des Blickes die relativen Drehmomente im Sinne der ausgeführten Seitenwendung wachsen. Dieses Wachsen ist weniger auf die Zu- oder Abnahme der schon in der Ruhelage vorhandenen Seitenwendungsmomente einzelner Muskeln, als vielmehr auf das Hinzukommen neuer Seitenwendungsmomente der oberen und unteren geraden und schiefen Muskeln zurückzuführen. Auch für die Hebung und Senkung des Blickes läßt sich ein ähnliches Verhältnis nachweisen.

Die MM. rectus sup. und inf. sind kräftiger als die Obliqui; die durch die letzteren bewirkte Rollung ist, wegen der schieferen Stellung ihrer Drehungsachse, dagegen stärker. Die bei gleichstarker Innervation hervor-

gerufenen Kontraktionen der beiden zusammenwirkenden Muskeln (Rect. sup. und Obliq. inf. bzw. Rect. inf. und Obliq. sup.) werden daher, trotz der geringeren Kraft des schiefen Muskels, doch die Rollung des Auges um die Gesichtslinie gerade kompensieren können. Wundt sieht hierin einen Ausdruck seines Prinzips der einfachsten Innervation.

c. Die tatsächlich ausgeführten Augenbewegungen.

Eine absolut strenge Fixation des Auges scheint auch für Perioden von nur wenigen Sekunden in der Regel wenigstens nicht vorzukommen. Vielmehr macht das Auge selbst beim scharfen Fixieren eines Punktes unaufhörlich kleine Bewegungen, welche sich in Perioden von einer oder anderthalb Sekunden wiederholen (Öhrwall). Der Umfang dieser Bewegungen beträgt nach Marx und Trendelenburg etwa 5 Winkelminuten, nach Öhrwall ist er drei- bis viermal größer. Jedenfalls wird der Fixationspunkt durch diese Bewegungen nicht außerhalb der Fovea centralis verschoben.

Im Dunkeln, wo kein Fixationspunkt vorhanden ist, weicht das Auge in einem viel höheren Grade von einer im Hellen erhaltenen Sehrichtung ab, und zwar steigt diese Abweichung nach 5 Sekunden auf $^1/_2$ bis 2 Winkelgrade, und nach 10 Sekunden auf $1\,^3/_4$ bis über 5 Winkelgrade (Marx).

Durch zweckmäßig kombinierte Tätigkeit der sechs Augenmuskeln könnte das Auge in allen möglichen Richtungen bewegt und auch um seine Achse rotiert werden. Von diesen Bewegungen wird indes, wie oben (II, S. 60) bemerkt, nur eine geringe Zahl wirklich ausgeführt.

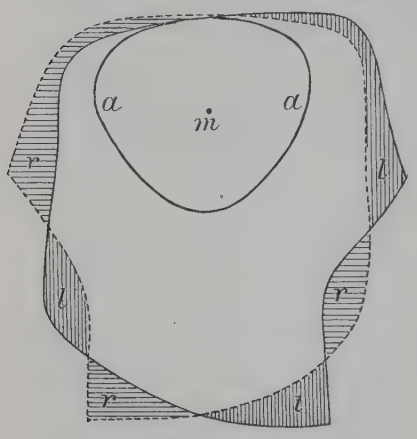
Um die Augenbewegungen studieren zu können, muß man bei der Ausgangsstellung am Auge eine Marke fixieren, die es erlaubt, jede Lageveränderung des Auges nach ihrer Größe und Richtung zu erkennen. Eine solche Marke haben wir in dem negativen Nachbild eines farbigen Streifens. Wenn wir in unserem Auge ein solches Nachbild entwickeln und dann das Auge in verschiedenen Richtungen bewegen, so folgt das auf eine geeignete Oberfläche projizierte Nachbild allen diesen Bewegungen. Findet eine Rollung um die Gesichtslinie statt, so macht sich dies durch eine entsprechende Lageveränderung des Nachbildes geltend, usw., kurz das Nachbild stellt ein sicheres, aber nur subjektiv zu beobachtendes Erkennungszeichen dar.

Bei solchen Untersuchungen geht man im allgemeinen von der Primärstellung des Auges (vgl. II, S. 290) aus. Man setzt sich gegenüber einer mit einem geradlinigen Netz versehenen Tafel, in deren Mitte, der Lage der Gesichtslinie bei der Primärstellung entsprechend, ein horizontaler, genügend dicker farbiger Streifen sich befindet und als Fixationsmarke dient. Wenn man diese genügend lange fixiert hat und nun den Blick, ohne den Kopf zu bewegen, nach oben oder unten führt, soweit dies für das Auge möglich ist, so bleibt das Nachbild der Marke horizontal; dasselbe ist auch der Fall, wenn der Blick von der Primärstellung nach außen oder innen bewegt wird. Wenn die Fixationsmarke schräg gestellt und der Blick in derselben Richtung bewegt wird, so zeigt sich wiederum keine Abweichung des Nachbildes von der gegebenen Richtung.

Von der Primärstellung aus kann also der Blick in allen möglichen Richtungen bewegt werden, ohne daß eine Rollung des Auges um die Gesichtslinie stattfindet. Die Bewegungen des Auges erfolgen also hier nach folgendem Gesetz, welches zuerst von Listing

ausgesprochen wurde und nach ihm benannt ist: wenn bei parallel gerichteten, emmetropischen Augen die Gesichtslinie aus ihrer Primärstellung übergeführt wird in irgendeine andere Stellung, so geschieht die Bewegung um feste Achsen, deren jede zu der Ebene, welche die Gesichtslinie bei der Drehung beschreibt, im Drehpunkte senkrecht steht, und die sämtlich in einer einzigen zur Primärstellung der Gesichtslinie im Drehpunkte senkrechten Ebene liegen.

Eine übrigens nur scheinbare Abweichung von Listings Gesetz beobachtet man, wenn man, von der Primärstellung ausgehend, das Nachbild einer vertikalen Linie z. B. nach rechts oben bringt. Die Linie ist nunmehr nicht vertikal, sondern steht schief, und zwar mit ihrem oberen Ende nach rechts. Diese Erscheinung stellt nicht die Folge einer Rollung des Auges um die Gesichtslinie dar, sondern ist ganz einfach dadurch bedingt, daß der bei der Primärstellung vertikale Meridian bei Drehung des Auges um eine schiefe Achse nicht mehr vertikal bleiben kann.



Figur 143. Die Blickfelder der Augen, wenn sie auf eine frontale, sehr weit entfernte Ebene projiziert werden, nach Hering.

Wenn die Gesichtslinie von irgendeiner anderen Lage als der Primärstellung, von einer sogen. sekundären Stellung bewegt wird, so tritt eine Rollung des Auges um die Gesichtslinie ein; diese ist indes im großen und ganzen nur gering, wenn die Abweichung von der primären Bahn klein ist und der Blick keine sehr großen Exkursionen macht. Dies ist ja auch im allgemeinen der Fall, da wir alle extremen Augenbewegungen vermeiden, indem wir, wenn solche in Frage kommen könnten, den ganzen Kopf oder sogar den Körper in der betreffenden Richtung bewegen.

In nahem Zusammenhang mit dem Listingschen Gesetz steht das nach Donders genannte Gesetz der konstanten Orientierung, nämlich daß für jede bestimmte Richtung der Gesichtslinie relativ zur vertikalen Kopfstellung die Stellung des vertikalen Meridians unveränderlich dieselbe ist, wie auch immer diese Richtung zustande gekommen ist, oder, wie dieses Gesetz von Hering formuliert wird, bei gleicher Blicklage ist auch die Netzhautlage die gleiche.

Bei den Konvergenzstellungen, wie sie beim Nahesehen stattfinden, ist das Listingsche Gesetz nicht mehr gültig, indem hier bei Erhebung und Senkung der Blickebene Rollungen der Augen um die Gesichtslinie eintreten (Hering).

Helmholtz, Aubert, Hering und andere haben untersucht, wie weit das Auge durch seine Muskeln in verschiedenen Richtungen abgelenkt werden kann, und somit die Ausdehnung des Blickfeldes bestimmt. Bei parallel gerichteten Gesichtslinien haben die monokularen Blickfelder der beiden Augen, wenn sie auf eine frontale, sehr entfernte Ebene projiziert werden, etwa die in Figur 143 angegebene gegenseitige Lage.

Der Punkt *m* stellt den sehr fernen Fixationspunkt dar. Die beiden monokularen Bewegungsfelder decken sich nicht. Diejenigen Teile, auf welche sich nur das linke Auge einstellen kann, sind vertikal schraffiert und mit *l* bezeichnet, die nur dem rechten Auge zugänglichen horizontal schraffiert und mit *r* bezeichnet.

Es wäre indes nicht richtig, sich vorzustellen, daß der den beiden Augen gemeinsame, unschraffierte Teil des monokularen Blickfeldes in der Tat das binokulare Blickfeld sei; im Gegenteil lassen sich die beiden Gesichtslinien nicht gleichzeitig auf jeden Punkt des Außenraumes richten, auf den jede Gesichtslinie für sich gerichtet werden kann. In Figur 143 stellt der von der Linie *aa* umgrenzte Raum das binokulare Blickfeld bei in die Ferne sehenden Augen dar. Man sieht, wie klein das binokulare Blickfeld im Vergleich zum gemeinsamen Blickfelde der beiden Gesichtslinien an und für sich ist.

Auch beim Nahesehen ist das binokulare Blickfeld viel kleiner als das Feld, welches bei derselben Entfernung den beiden Gesichtslinien bei monokularer Fixation gemeinsam ist; außerdem ist es schon an der Peripherie des binokularen Blickfeldes mit großer Anstrengung verbunden, die binokulare Fixation beizubehalten. Bringt man bei gehobener Blickebene ein in der Medianebene gelegenes Objekt den Augen so nahe daß die binokulare Fixation desselben schon Mühe macht und das Gefühl starker Anstrengung im Auge hervorruft, und schließt dann das eine Auge, so bemerkt man, daß es jetzt gar keine Anstrengung kostet, die Gesichtslinie des offenen Auges auf das Objekt einzustellen (Hering).

Die beiden Augen sind hinsichtlich ihrer Bewegungen sehr nahe untereinander verbunden. Unter normalen Verhältnissen kann man es nicht dazu bringen, daß die Gesichtslinie des einen Auges auf einen höheren Punkt als die des anderen eingestellt wird; auch sind Divergenzstellungen nicht möglich.

Die tatsächlich ausgeführten Augenbewegungen sind also im Verhältnis zu den theoretisch möglichen wenig zahlreich, und wir können sagen, daß im allgemeinen nur 1. Bewegungen mit parallel gerichteten Gesichtslinien und 2. symmetrische Konvergenzstellungen, d. h. Einstellung der beiden Gesichtslinien auf einen Punkt in der Medianebene, vorkommen.

Die asymmetrische Konvergenz, wo die Gesichtslinien auf einen nahe dem Auge befindlichen seitwärts gelegenen Punkt eingestellt sind, ist mit der Empfindung einer starken Anstrengung verbunden. Sie kommt übrigens nur selten vor, denn bei der Fixation eines seitlich gelegenen, in naher Entfernung befindlichen Objektes bewegen wir den Kopf und vermeiden, wie schon erwähnt, die exzessiven Augenbewegungen.

Diese Beschränktheit der Augenbewegungen ist für die Gesichtswahrnehmungen von sehr großer Bedeutung, denn der Konnex zwischen Netzhautbildern und Augenstellungen wird durch die beträchtliche Reduktion der sonst möglichen Augenstellungen eine viel festere.

Im Interesse des Einfachsehens können aber unter Umständen vielerlei abnorme Augenbewegungen ausgeführt werden. Wenn man z. B. durch ein vor das eine Auge

gestelltes Prisma die dort einfallenden Strahlen ablenkt, so kann man sowohl Divergenzstellungen, als Differenzen der Höhestellung und Rollungsbewegungen bei den Augen erzielen.

Auch bei Lageveränderungen des Körpers treten abnorme Augenbewegungen ein, deren Sinn unzweifelhaft darin liegt, die Wirkung der Lageveränderung zu kompensieren. So erscheinen z. B., wie vor allem JAVAL nachgewiesen hat, bei Neigen des Kopfes gegen die Schulter Rollungen, die der Kopfbewegung entgegengesetzt sind, aber doch lange nicht vermögen, eine vollständige Kompensation zu bewirken, denn die Augenrollung beträgt bei einer Kopfneigung von 20° nur etwa 3° und bei einer von 90° nur etwa 8°. Diese Bewegungen stellen Reflexe dar, welche vom inneren Ohr ausgelöst werden (vgl. II, S. 129, 133).

Die Zentren der Augenmuskelnerven, sowie die Einwirkung der Großhirnrinde auf die Augenbewegungen werden wir in Kap. XXIII und XXIV erörtern.

§ 2. Die Bedeutung der Augenbewegungen für die Projektion der Gesichtswahrnehmungen nach außen.

Wie wir oben gesehen haben, ist das auf die Netzhaut durch die Lichtbrechung im Auge entworfene Bild umgekehrt, und dennoch sehen wir alle Objekte aufrecht. Wie dies zu erklären ist, hat man lange Zeit hindurch sehr lebhaft erörtert, und doch ist die Erklärung dieser Erscheinung im großen und ganzen sehr einfach.

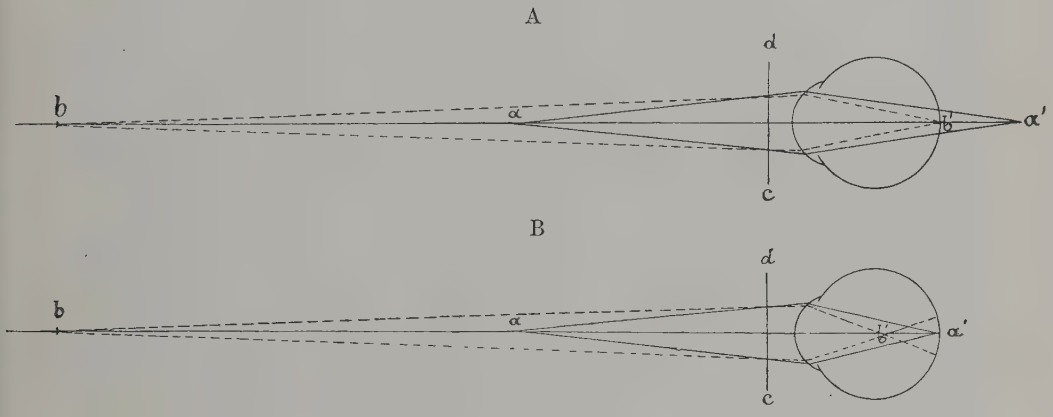
Das neugeborene Kind sieht, versteht aber nichts davon. Das gesamte Wissen, welches es durch den Gesichtssinn bekommen kann, gewinnt es durch die Erfahrung und darunter auch das Wissen von der wirklichen Lage der äußeren Objekte. Dieses Wissen erlangt das Kind indes nicht durch den Gesichtssinn allein, sondern es wirken hierbei die Körperbewegungen wesentlich bestimmend mit. Fixieren wir ein bestimmtes Objekt, z. B. eine vertikale Linie. Diese wird umgekehrt auf der Netzhaut abgebildet. Will aber das Kind mit seiner Hand die Linie abtasten, so muß es den Arm in der wirklichen Richtung derselben bewegen. Will das Kind durch Bewegungen seines Auges die Linie verfolgen, so muß es ebenfalls das Auge in der wirklichen Richtung der Linie bewegen. Hierdurch bildet sich ein bestimmter Zusammenhang zwischen den Netzhautbildern und den Bewegungen aus, und das Kind lernt es, seine Gesichtseindrücke in der richtigen Projektion nach außen zu projizieren.

Die Ursache, warum wir alle Objekte aufrecht sehen, liegt also darin, daß wir bei der Entwicklung unserer Fähigkeit, die äußeren Gegenstände und ihre Lage zu erkennen, immer Bewegungen sowohl des Armes als vor allem der Augen selbst anwenden.

Zur Illustration, wie die Gesichtseindrücke nach außen projiziert werden, dient der Versuch von SCHEINER (1619), welcher zugleich als Demonstration der Akkommodation interessant ist. Man stelle vor einem hellen Hintergrunde zwei Nadeln hinter-

einander auf, die eine etwa in 18, die andere in 60 cm Entfernung, die eine horizontal, die andere vertikal. Sodann schließe man das eine Auge und halte vor das andere eine kleine Karte, in welche zwei Löcher, deren Entfernung kleiner als der Durchmesser der Pupille ist, gestochen sind. Akkommodiert man für die eine Nadel, so erscheint die andere doppelt. (Hierbei muß man natürlich die Karte so halten, daß die Löcher quer gegen die Richtung der doppelt erscheinenden Nadel gestellt sind.)

Fixiert man die entferntere Nadel *b* (Fig. 144 A), so fällt das Bild der näheren *a* nach *a'*. Da nur je ein ganz dünnes Strahlenbündel durch die Löcher der Karte in das Auge dringen kann, so entstehen, wie aus der Figur ersichtlich, von dieser Nadel *a* zwei Bilder auf der Netzhaut. — In derselben Weise entstehen bei Akkommodation für die nähere Nadel *a* Doppelbilder der entfernteren *b* (Fig. 144 B). Wenn man im letzten Falle das eine Loch in der Karte *c* zudeckt, so verschwindet das gleichseitige Doppelbild, d. h. das oberhalb *a'* auf die Netzhaut fallende Bild wird etwa in der Richtung *b' c* nach außen projiziert. Wird aber im ersten Fall (Fig. 144 A) dasselbe Loch *c* zugedeckt, so verschwindet das entgegengesetzte Doppelbild: das unterhalb *b'* fallende



Figur 144. Scheiners Versuch.

Bild wird also nicht in der Richtung nach *c*, sondern etwa in der Richtung nach *d* nach außen projiziert.

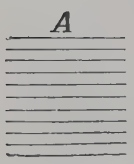
Auch in anderen Beziehungen sind die Augenbewegungen für die Projektion unserer Gesichtseindrücke nach außen maßgebend. Aus der soeben (II, S. 293) erwähnten Tatsache, daß sich die scheinbare Lage eines Nachbildes je nach der Stellung des Auges verändert, folgt unmittelbar, daß die Projektion einer Gesichtsempfindung nicht allein von der Bildlage, sondern auch von der Augenstellung abhängig ist. — Blickt man durch das Geflecht eines Rohrstuhles nach dem Fenster, so erscheinen die Maschen entfernt, in der Nähe des Fensters, und sehr groß; blickt man dagegen auf eine in der Gegend des Nahepunktes vor den Rohrstuhl gehaltene Bleistiftspitze, so erscheinen die Maschen des Rohrstuhles klein und nahe, nämlich in der Ebene des fixierten Punktes oder des Punktes, in welchem sich die Gesichtslinien schneiden. Obgleich der Versuch auch beim Sehen mit einem Auge dasselbe Resultat gibt, so fühlt man doch gleich deutlich, daß die Augen beim Fixieren des nahen Objektes

stärker konvergieren. — Wenn man durch kurzes Fixieren der Sonne das Auge ermüdet und dann auf eine gleichmäßig beleuchtete Wand blickt, so sieht man dort ein Nachbild der Sonne, dessen Größe von der Entfernung der Wand bedingt ist — je entfernter die Wand, um so größer das Nachbild (H. Meyer).

Ich komme weiter unten auf die Bedingungen der Tiefenwahrnehmung und die Gesetze zurück, nach welchen wir die scheinbare Entfernung eines Objektes beurteilen; aus den hier dargestellten Tatsachen, welche in ganz gleicher Weise zum Vorschein kommen, auch wenn die Akkommodation

Figur 145. Nach Hering.

völlig ausgeschlossen ist, folgt, daß ein gleichgroßes Netzhautbild in unserer Wahrnehmung als verschieden groß aufgefaßt wird, je nach der Stellung der Gesichtslinien, und zwar erscheint das Objekt kleiner bei Konvergenz, größer bei Parallelstellung derselben.

Diese Erscheinungen bezeugen ferner, daß bei Beurteilung der Größe eines Gegenstandes die Größe des Netzhautbildes lange nicht immer maßgebend ist. Zum weiteren Beweis dafür sei nur darauf aufmerksam gemacht, daß die apparente Größe eines uns wohlbekannten Gegenstandes, z. B. die eines erwachsenen Menschen, überhaupt nicht merkbar variiert, wenn derselbe in sehr verschiedener Entfernung betrachtet wird und also die Größe der Netzhautbilder beträchtlich wechselt.

Figur 146. Nach Helmholtz.

Figur 147.

Alle diese Eigentümlichkeiten sind das Resultat der allmählich erworbenen Erfahrung, wie am besten daraus hervorgeht, daß ein Kind in den ersten Lebensjahren in einem viel höheren Grade als der Erwachsene die apparente Größe der Objekte nach der Größe der Netzhautbilder beurteilt.

Auch bei der Beurteilung von linearen horizontalen und vertikalen Größen, welche in derselben frontalen Ebene liegen, spielen die Augenbewegungen die maßgebende Rolle (Wundt). Vergleicht man eine durch Punkte oder Striche geteilte Strecke mit einer gleichgroßen leeren, so erscheint erstere größer als letztere (Hering, Fig. 145). Zwei gleichgroße Quadrate erscheinen verschieden breit und hoch, wenn das eine durch vertikale, das andere durch horizontale Linien geteilt ist (Fig. 146).

In diesen beiden Beispielen sind die Bilder der zu vergleichenden Objekte auf der Netzhaut vollkommen gleich, die Akkommodation ist in beiden Fällen dieselbe. Der Grund dieser Erscheinung scheint darin zu liegen, daß es eine etwas geringere Anstrengung erfordert, mit dem Blick eine leere oder ununterbrochene Strecke zu durchlaufen, als wenn die Gesichtslinie einem in gewissen Intervallen unterbrochenen Weg zu folgen hat; es ist, als wenn das Auge bei jedem Punkte in Figur 145 und bei jeder Linie in Figur 146 eine neue Bewegungsanstrengung zu machen hätte.

Von zwei gleichgroßen Linien, einer senkrechten und einer horizontalen, erscheint erstere größer (Fig. 147). Auch hier kann nicht die Verschiedenheit in bezug auf die Bildgröße auf die Netzhaut bestimmend sein, sondern die Erscheinung wird dadurch erklärt, daß es in der Tat einer stärkeren Anstrengung bedarf, um die Gesichtslinie nach oben und unten, als nach außen und innen zu bewegen. Denn bei der Bewegung der Gesichtslinie längs einer senkrechten Linie ziehen die dabei mitwirkenden Muskeln das Auge nicht gerade nach oben, sondern führen auch die Gesichtslinie nach innen (Rect. sup.) bzw. nach außen (Obl. inf.). Infolgedessen wird ein Teil der von diesen Muskeln entwickelten Kraft zur gegenseitigen Kompensation der Rollung verwendet und also nicht zur Bewegung der Gesichtslinie benutzt. Da bei den Bewegungen der Gesichtslinie nach außen oder innen keine Kompensation stattzufinden braucht, so werden dieselben eine geringere Anstrengung erfordern. Wir fassen daher die vertikalen Linien als länger wie die gleichgroßen horizontalen auf.

Wenn man eine senkrechte Linie in zwei gleichgroße Teile teilen soll, so macht man die untere Hälfte größer, weil die Muskeln, welche das Auge nach unten drehen, kräftiger als ihre Antagonisten sind. Aus entsprechendem Grunde wird auch bei Teilung einer horizontalen Linie die innere Hälfte größer gemacht.

Die Stellung des Auges, in welcher die Gesichtslinie etwas nach innen und unten gerichtet ist, d. h. die Augenstellung, die wir bei der Nahearbeit anwenden, ist also durch die anatomische Beschaffenheit der Augenmuskeln bevorzugt.

Gegen diese Ausführungen läßt sich einwenden, daß die hier besprochenen Täuschungen betreffend die scheinbare Größe der Objekte auch bei völlig unbewegtem Blick stattfinden. Diese Einwendung wird indes dadurch erledigt, daß wir, wenn es sich um ein uns geläufiges Objekt handelt, durch unsere früheren Erfahrungen genau wissen, eine wie große Bewegung wir machen müssen, um den Blick längs demselben von dem einen Ende zum anderen zu führen, und also die auszuführende Bewegung von vornherein genau schätzen können (vgl. II. S. 112).

Der durch die Figur 146 illustrierte Versuch fällt ganz anders aus, wenn er ein größeres Objekt betrifft. Ein Zimmer, dessen Tapeten längsgestreift sind, erscheint höher als ein mit quergestreiften Tapeten überzogenes. Diese Differenz ist dadurch bedingt, daß wir, um ein großes Objekt zu übersehen, sehr ausgedehnte Augenbewegungen machen müssen, und dann leitet das vertikal gestreifte Muster den Blick potentiell noch weiter in vertikaler, das horizontal gestreifte noch weiter in horizontaler Richtung, als sich das Objekt in der Wirklichkeit erstreckt.

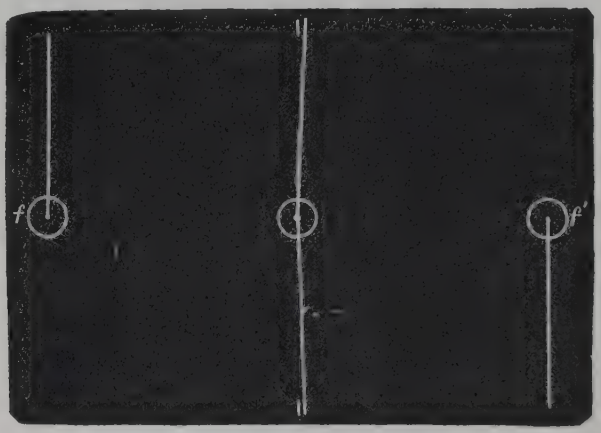
§ 3. Das Sehen mit zwei Augen.

Das Studium des Sehens mit zwei Augen hat für die physiologische Psychologie ein sehr bedeutendes Interesse und ist von vielen ausgezeich-

neten Autoren bearbeitet worden. Hier müssen wir uns indes auf die allerwichtigsten Hauptpunkte beschränken und werden nur die Bedingungen des Einfachsehens sowie die Tiefenwahrnehmungen kurz besprechen.

a. Die Korrespondenz der Netzhäute.

Es zeigt die alltägliche Erfahrung[1]), daß, wenn die beiden Augen bei geradeaus gerichteten parallelen Gesichtslinien ein entferntes Objekt betrachten, dasselbe einfach und nicht doppelt erscheint, daß aber Doppeltsehen sogleich auftritt, wenn man durch einen gelinden Druck das eine Auge von dessen Lage ablenkt. Das Einfachsehen mit zwei Augen ist also davon abhängig, daß die Bilder eines gegebenen Objektes auf genau



Figur 148. Nach Hering.

einander entsprechende Teile der Netzhaut fallen. Diese Punkte heißen korrespondierende Punkte.

Aus rein optischen Gründen können nur je zwei Punkte korrespondierend sein, denn bei einer gegebenen Augenstellung kann sich ein leuchtender Punkt in jedem Auge nur auf einer bestimmten Stelle abbilden.

Die soeben erwähnten Tatsachen ergeben, daß die Zentren der beiden Netzhautgruben korrespondierende Punkte darstellen. Die Lage der übrigen korrespondierenden Punkte kann nun experimentell bestimmt werden.

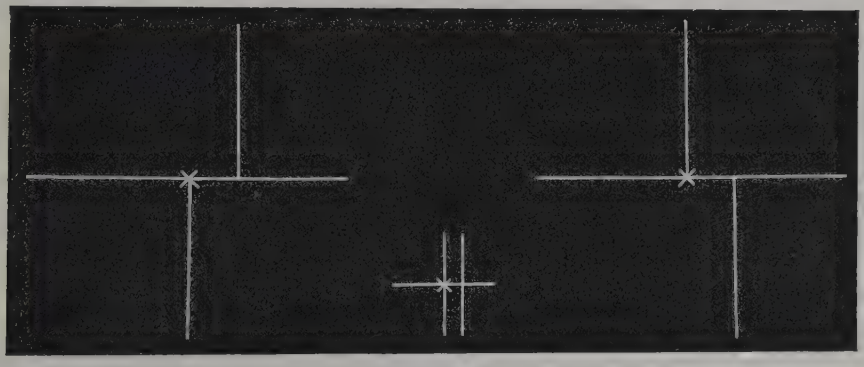
Zu diesem Zweck benutzt man folgende (haploskopische) Methode. Im Fernpunktsabstand der etwas kurzsichtigen oder kurzsichtig gemachten Augen befindet sich ein vertikaler weißer Schirm, welcher von den parallelen Gesichtslinien senkrecht durchschnitten wird. Die beiden Schnittpunkte seien auf der weißen Fläche durch zwei ganz kleine Marken sichtbar gemacht (Fig. 148).

[1]) Die folgende Darstellung stützt sich wesentlich auf die von Hering in Hermanns Handbuch (III : 1) gegebene.

Jedes Auge blickt durch eine zylindrische Röhre, deren Achse mit der Gesichtslinie zusammenfällt, so daß dem linken Auge nur die linke, dem rechten nur die rechte Marke sichtbar ist. Dessenungeachtet sieht man nicht zwei Marken, sondern, wie schon aus der oben erwähnten Erfahrung hervorging, eine einzige, welche in die Längsmittellinie des vertikalen Sehfeldes verlegt wird.

Zieht man nun durch die beiden Marken senkrechte Linien, bei f nach oben, bei f' nach unten, so erscheinen sie bei binokularer Fixation als eine einzige im Mittelpunkte geknickte Linie, deren beide Hälften einen nach rechts offenen sehr stumpfen Winkel bilden. Bieten wir umgekehrt dem rechten Auge die obere, dem linken die untere Halblinie, so erscheint der Winkel gleichgroß, ist aber nach links offen.

Um die Linien ungebrochen zu sehen, müssen wir entweder die vom linken Auge gesehene obere Halblinie mit ihrem oberen Ende, oder die vom rechten Auge gesehene untere Halblinie mit ihrem unteren Ende nach links hin neigen. Soll die Linie ungebrochen und zugleich in der Medianebene erscheinen, so müssen wir die erwähnte Neigung auf beide Halblinien zu gleichen Hälften verteilen. Die für jede Halblinie nötige Neigung ist individuell verschieden und schwankt zwischen 0^0 und etwa $1^0\ 30'$.



Figur 149. Nach Hering.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß bei Parallelstellung der Augenachsen vertikal liegende Netzhautmeridiane nicht genau korrespondieren, sondern daß ein mit dem oberen Ende etwas nach links geneigter Netzhautmeridian des linken Auges einem mit dem oberen Ende um denselben Winkel nach rechts geneigten Meridian des rechten Auges als korrespondierend gehört. Ein Linienbild, welches auf diesen symmetrisch zur Medianebene geneigten korrespondierenden Meridianen liegt, erscheint, wie der Versuch lehrt, in der Längsmittellinie des Sehfeldes und teilt dasselbe in eine rechte und eine linke Hälfte. Diese Linie wird von Hering als mittler Längsschnitt bezeichnet.

Entsprechende Versuche mit horizontalen Linien ergeben, daß bei den meisten Augen die beiden Halblinien im Sehfelde einen sehr stumpfen Winkel einschließen. Der Winkel ist nach oben offen, wenn die linke Halblinie dem linken, die rechte dem rechten Auge entspricht. Die betreffende Abweichung ist aber überhaupt sehr klein und kann vernachlässigt

werden. Der mittle Querschnitt (Hering) entspricht also ziemlich genau dem horizontalen Meridian des Auges.

Für die weitere Untersuchung legt man durch jeden Fixationspunkt (Fig. 149) 1. eine horizontale Gerade und 2. eine in der Richtung des mittlen Längsschnittes verlaufende Halblinie, die eine nach oben, die andere nach unten. Parallel zu den stehenden Halblinien legt man in gleichem Abstand vom Fixationspunkte beiderseits nach rechts oder beiderseits nach links eine Halblinie, die eine nach oben, die andere nach unten. Stellt man die Gesichtslinien auf die Fixationspunkte ein, so erscheint im Sehfelde ein rechtwinkliges Kreuz und eine zum stehenden Schenkel desselben parallele Gerade, welche den Netzhautbildern der beiden seitlichen Halblinien entspricht (vgl. die kleine Mittelfigur in Fig. 149). Da die beiden seitlich vom Fixationspunkte gelegenen Halblinien sich auf Längsschnitten abbilden, welche dem mittlen Längsschnitt parallel sind, so folgt, daß diese Längsschnitte korrespondierend sind.

Im allgemeinen findet man die korrespondierenden Längsschnitte dadurch, daß man in jeden Kreuzungspunkt der Richtungslinien (vgl. II, S. 209) eine dem mittlen Längsschnitt parallele Achse stellt und um diese Achse Ebenen legt, welche in gleichen Entfernungen vom mittlen Längsschnitt die beiden Netzhäute schneiden.

Dementsprechend werden die korrespondierenden Querschnitte erhalten, wenn man durch die Linie, welche die Kreuzungspunkte der Richtungslinien der beiden Augen verbindet, eine Ebene legt und sie um diese Linie als Achse rotieren läßt; diese Ebene schneidet dann die beiden Netzhäute in gleichen Entfernungen vom mittlen Querschnitt.

Je zwei Netzhautpunkte, welche sowohl auf korrespondierenden Längsschnitten als auf korrespondierenden Querschnitten liegen, sind korrespondierende Punkte.

Auf Grundlage der solcherart festgestellten Anordnung der korrespondierenden Punkte der beiden Netzhäute läßt sich für jede gegebene Augenstellung berechnen, welche Punkte des Außenraumes in der Lage sind, sich auf korrespondierenden Punkten abzubilden: man bezeichnet als Horopter den Inbegriff aller derjenigen Punkte im Raum, in welchen sich bei einer bestimmten Augenstellung korrespondierende Richtungslinien schneiden. Durch mathematische Rechnung haben Hering, Helmholtz u. a. den Horopter für verschiedene Augenstellungen bestimmt; eine Darstellung der hierbei gewonnenen Ergebnisse fällt aber außerhalb der für dieses Buch zu ziehenden Grenzen.

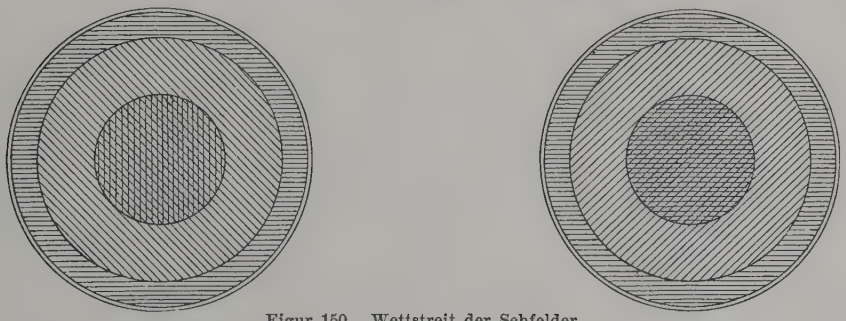
b. Das Einfachsehen mit zwei Augen.

Zur Erklärung der merkwürdigen Tatsache, daß man Objekte, welche sich auf den beiden Netzhäuten abbilden, dennoch als einfache auffaßt, und daß es bei gleicher Beleuchtung und gleicher Deutlichkeit der Bilder den beiden Augen im allgemeinen nicht möglich ist, links- und rechtsäugige Eindrücke voneinander zu unterscheiden, könnte man sich denken, daß die von korrespondierenden Punkten der beiden Netzhäute ausgehenden Sehnervenfasern in denselben Ganglienzellen des Gehirns endigten.

Das ist nicht der Fall, und die Selbständigkeit jedes Auges ist eine viel bedeutendere, als sie nach dieser Auffassung sein würde. Es gibt eine

Form von Schielen, d. h. von pathologischer Abweichung der Augenstellungen, welche ihren Grund hat in der abnormen Verkürzung von Augenmuskeln bei normaler Innervation (muskuläres Schielen). Die Gesichtslinie des schielenden Auges weicht um einen gewissen Winkel von der richtigen Stellung ab — dieser Abweichungswinkel ist aber immer gleichgroß. Es kann nun der Fall sein, daß der Schielende, trotz dieses Fehlers, binokulär fixiert und dabei keine Doppelbilder beobachtet. Es findet sich also hier eine Korrespondenz zwischen den beiden Netzhäuten. Wird nun dem Auge durch eine kleine Operation seine normale Stellung gegeben, so treten alsbald sehr störende Doppelbilder auf, welche nur allmählich verschwinden, sei es, weil das eine Bild vernachlässigt wird, sei es, weil sich abermals eine neue Zuordnung der binokularen Netzhautstellen herstellt (Wundt).

Wenn wir zwei in verschiedener Richtung schraffierte Figuren nehmen (Fig. 150) und die eine dem einen und die andere dem anderen Auge bieten, so sollte man, wenn die korrespondierenden Punkte der beiden Augen mit einer und derselben Ganglienzelle



Figur 150. Wettstreit der Sehfelder.

verbunden wären, erwarten, daß daraus ein doppelt gestreiftes Muster entstehen sollte. Das ist indes nicht der Fall: im Gegenteil zeigt es sich, daß, wenn die vertikalen Linien deutlich gesehen werden, die horizontalen nur undeutlich erscheinen und umgekehrt. Welche Richtung die bevorzugte ist, wird vor allem von der Richtung, in welcher die Augen bewegt werden, bestimmt: die vertikalen Linien treten also bei Bewegungen in vertikaler Richtung, die horizontalen bei Bewegungen in horizontaler Richtung deutlicher hervor.

Diese Erscheinung wird wegen ihrer am schärfsten hervortretenden Eigentümlichkeit als **Wettstreit der Sehfelder** bezeichnet.

Die Frage, ob die Korrespondenz der Netzhäute als angeboren aufzufassen ist, oder ob sie das Resultat der Übung und Erfahrung darstellt, ist in sehr verschiedener Weise beantwortet worden. Angeboren ist jedenfalls der Konnex in bezug auf die Bewegungen der beiden Augen und auf die natürlichen Augenstellungen. Wegen desselben wird die Abbildung eines beobachteten Objekts auf bestimmten Stellen der Netzhäute ganz besonders begünstigt. Da nun ferner auch die zerebralen Verknüpfungen der beiderseitigen Opticusfasern in ihren Hauptzügen wenigstens angeboren sind, so müssen sich schon von der frühesten Zeit des extrauterinen Lebens an sehr günstige Bedingungen für die Korrespondenz der Netzhäute vorfinden. Es wird daher dem Kinde bei der Ausbildung seiner Gesichtsempfindungen verhältnismäßig leicht sein, unter Beteiligung des Tastsinns die beiderseitigen Netzhautbilder auf ein einzelnes Objekt zu beziehen und also allmählich die Korrespondenz der Netzhäute zu ihrer tatsächlichen Empfindlichkeit zu entwickeln.

c. Die Tiefenwahrnehmungen.

Die Bedeutung des Sehens mit zwei Augen liegt vor allem in der dadurch erzielten genaueren Schätzung der Entfernung eines Objektes in sagittaler Richtung und in der damit nahe zusammenhängenden Vorstellung des Körperlichen.

Allerdings kann man auch beim Sehen mit einem Auge sagittale Entfernungen auffassen; dies findet aber beim Sehen mit zwei Augen viel genauer statt.

Die Momente, welche beim Sehen mit einem Auge für die Tiefenwahrnehmungen bedeutungsvoll sind, sind außer Helligkeitsdifferenzen usw. folgende: 1. der Gesichtswinkel, 2. die Akkommodation, 3. die Konvergenz der Gesichtslinien, 4. die parallaktische Verschiebung der Gegenstände, wenn das beobachtende Auge oder die beobachteten Körper bewegt werden, wie z. B. wenn der Beobachter monokular Stereoskopbilder nacheinander sieht.

Der Gesichtswinkel kann selbstverständlich nur dann von Bedeutung sein, wenn es sich um Gegenstände handelt, deren Größe nur wenig wechselt und die uns wohlbekannt sind. In diesem Falle aber und ganz besonders bei großen Entfernungen, wo die Akkommodation und die Konvergenz keinen Einfluß ausüben können, hat der Gesichtswinkel eine sehr große Bedeutung für unsere Auffassung von sagittalen Entfernungen.

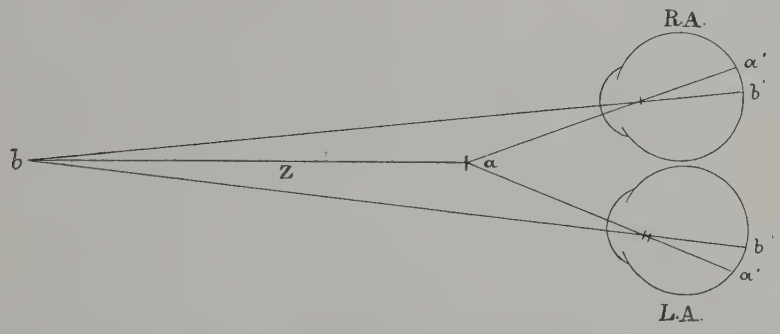
Wie wir schon oben (II, S. 239) gesehen haben, hängen die Akkommodation und die Konvergenz der Gesichtslinien sehr nahe zusammen, und (vgl. II, S. 297) bei Akkommodation für die Nähe tritt die Konvergenz auch dann auf, wenn das andere Auge verdeckt ist. Da bei dem Emmetropen die Akkommodation nur bei einer sagittalen Entfernung von weniger als etwa 5 m in Frage kommt und erst bei einer viel geringeren Entfernung von irgendwelchem größeren Betrag ist, ist es selbstverständlich, daß Akkommodation und Konvergenz nur für verhältnismäßig geringe Entfernungen eine Bedeutung haben können.

Unter dieser Beschränkung können indes sagittale Entfernungen ziemlich genau geschätzt werden, wie z. B. aus folgendem Versuch von Donders hervorgeht. Der Beobachter befindet sich in einem völlig dunklen Kasten und sieht nach einem durch sehr kleine Induktionsfunken hervorgebrachten leuchtenden Punkte: er hat die Aufgabe, mit seinem Finger die Funken zu treffen. Unmittelbar nach der ausgeführten Bewegung wird das Tageslicht zugelassen und der Abstand der Fingerspitze von dem Lichtpunkte gemessen. Die Entfernung des Lichtpunktes von den Augen variierte zwischen 65 und 610 mm und wurde mit einem Fehler von etwa 3—4 Proz. richtig angegeben. Der Fehler ist hier nicht allein auf Rechnung des Sehens, sondern auch, und zwar vorwiegend, auf Rechnung des Fingers zu setzen.

Es versteht sich, daß, wenn von Akkommodation und Konvergenz gesprochen wird, hier ebensowenig als bei der Schätzung horizontaler und vertikaler Dimensionen die betreffenden Bewegungen immer tatsächlich ausgeführt werden müssen, denn hier wie dort dürfte wohl die Vorstellung von der Größe der auszuführenden Bewegung in hohem Grade maßgebend sein.

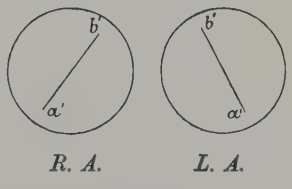
Die Erfahrung zeigt indessen ganz unzweifelhaft, daß wir mit zwei Augen viel genauer als mit einem Auge sagittale Entfernungen schätzen können, wovon man sich leicht überzeugt, wenn man mit dem einen Auge geschlossen versucht, einen Faden durch ein Nadelöhr zu ziehen. Es muß also noch etwas hinzukommen.

Wenn man einen in der Medianebene des Körpers befindlichen Faden schief stellt, so daß sein oberes Ende (Fig. 151 *a*) näher, sein unteres Ende (*b*) weiter von den Augen



Figur 151. Abbildung eines in der Medianebene schief stehenden Fadens auf die beiden Netzhäute.

sich befindet, so erkennt man sogar bei der momentanen Beleuchtung eines elektrischen Funkens — wo also die Augenbewegungen ausgeschlossen sind — die richtige Lage des Fadens, und der Faden erscheint nie doppelt (Aubert). Dennoch fallen, wie die Figur 152 zeigt, die Bilder der Enden des Fadens auf Netzhautpunkte, die gar nicht korrespondierend sind, und nach dem schon Ausgeführten würde man sich daher von vornherein vorstellen, daß der Faden den Eindruck zweier in demselben Plane liegender, sich kreuzender Linien hervorrufen sollte. Durch scharfe Fixation des Fadens kann man in der Tat diesen Eindruck bekommen; dies bezeugt, daß wir auch in diesem Falle mit einer Fähigkeit zu tun haben, die nicht angeboren, sondern durch Übung und Erfahrung erworben ist.



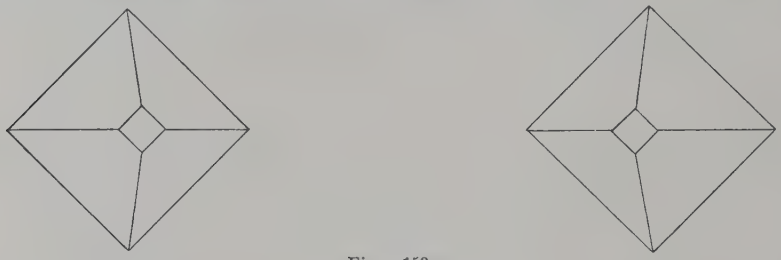
Figur 152. Die Bilder des schief stehenden Fadens auf die Netzhäute.

Aus diesem Versuch folgt, daß die Erregung zweier nicht korrespondierender, disparater, Punkte der Netzhäute nicht immer Doppelbilder erzeugt, sondern unter Umständen die Vorstellung eines einzigen Objektpunktes hervorruft. Dieser wird aber nicht in die Ebene des fixierten Punktes, sondern vor bzw. hinter dieselbe verlegt.

Die Feinheit, mit welcher wir durch Sehen mit disparaten Punkten Tiefenunterschiede wahrnehmen können, ist außerordentlich groß. Nach Heine genügt bei übernormaler Sehschärfe hierzu eine Verschiebung der Netzhautbilder um nur 6 Sekunden (0.0005 mm), was in derselben Weise wie die oben (S. 211) erwähnte große Sehschärfe bei der Wahrnehmung von Lageveränderungen zu deuten ist. In einer Entfernung von 5 m wird also eine Verschiebung in sagittaler Richtung um nur 10 mm, in einer Ent-

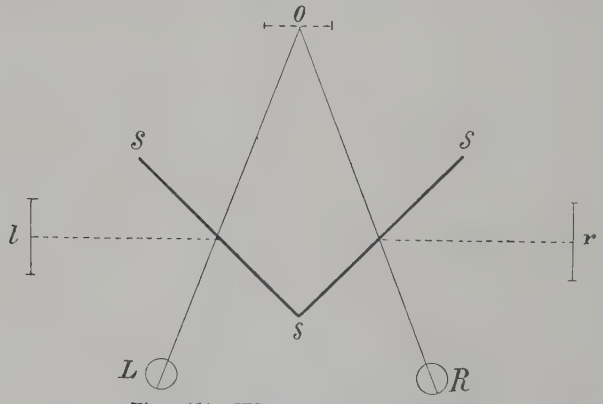
fernung von 100 m eine Verschiebung um 20 cm wahrgenommen. Bei Individuen mit normaler Sehschärfe beträgt die geringste merkbare Verschiebung etwa das doppelte.

Die Bedeutung dieser Tatsache muß sehr hoch geschätzt werden, und der soeben erwähnte Versuch stellt in der Tat das sogen. stereoskopische Sehen in dessen einfachster Gestalt dar. Wenn wir einen Gegenstand,



Figur 153.

der sich nicht zu weit von den Augen befindet, mit dem rechten und dem linken Auge gesondert betrachten, so finden wir, daß das Bild der beiden Augen nicht genau das gleiche ist. In Figur 153 sind die den beiden Augen zugehörigen Bilder einer abgestumpften Pyramide dargestellt. Ein Blick genügt, um uns davon zu überzeugen, daß diese Bilder unmöglich auf korrespondierende Netzhautpunkte fallen können. Hält man diese Ab-



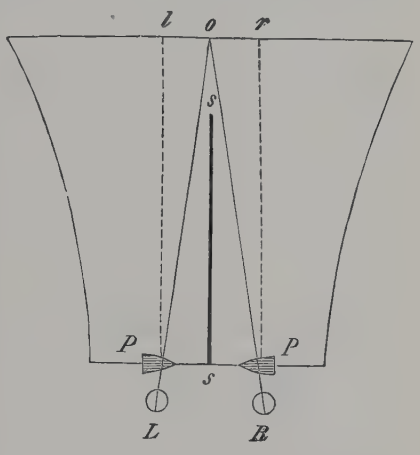
Figur 154. Wheatstones Stereoskop.

bildungen vor die Augen, so daß die eine mit dem rechten Auge, die andere mit dem linken fixiert wird, so schmelzen die Bilder in unserer Vorstellung zu dem einer wirklichen, körperlichen Pyramide zusammen.

Um Versuche in dieser Richtung ausführen zu können, muß man gewohnt sein, bei parallelen Gesichtslinien die Augen für die Entfernung der Ebene der Zeichnungen zu akkommodieren. Um sich in dieser Richtung zu üben, nimmt man zunächst möglichst einfache Objekte, z. B. zwei Linien oder zwei Kreise und trennt die Objekte durch eine vertikale Scheidewand. In dem zuerst von Wheatstone angegebenen Stereoskop besitzen wir indes einen Apparat, der es uns erlaubt, sogleich und ohne jede vorhergehende Übung zwei Bilder in der betreffenden Weise zu vereinigen.

Das Stereoskop von Wheatstone (Fig. 154) besteht aus zwei unter einem rechten Winkel zusammengefügten Planspiegeln *s s s*. In diesen spiegeln sich die dem rechten und dem linken Auge (*R*, *L*) angehörigen Projektionszeichnungen *r* und *l*, welche in der Entfernung des deutlichen Sehens vor den Spiegeln unter 45° gegen die spiegelnde Fläche aufgestellt sind. Die Augen *L* und *R* sehen dann die Spiegelbilder vereinigt in *O* als Sammelbild.

Brewsters Stereoskop (Fig. 155) besteht aus zwei mit ihren brechenden Kanten nach innen liegenden Prismen *P P* mit konvexen Oberflächen (Hälften einer dicken Konvexlinse von etwa 5 Dioptrien), durch welche man mit parallelen Gesichtslinien nach den etwa 20 cm entfernten Bildern *r* und *l* für das rechte und linke Auge blickt; zwischen den beiden Prismen befindet sich in der Medianebene ein bis in die Nähe der Zeichnungen reichender schwarzer Schirm *s s*. Durch die Wirkung der Prismen werden bei parallelen Gesichtslinien die geradeaus gelegenen Punkte der Zeichnung zusammengeschoben, so daß *r* und *l* in *o* zu liegen scheinen. Durch die Konvexität der Prismenoberflächen wird das Auge richtig akkommodiert.



Figur 155. Brewsters Stereoskop.

Damit das stereoskopische Sehen für unsere Auffassung des Körperlichen von irgendwelcher Bedeutung sein mag, darf das Objekt nicht in zu großer Entfernung von dem Auge liegen, denn in diesem Falle bieten die den beiden Augen zugehörigen Bilder keinen merkbaren Unterschied dar. Die gewöhnlichen stereoskopischen Landschaftsphotographien werden in zwei Stellungen gemacht, welche die Distanz der beiden Augen weit übertreffen. Infolgedessen geben uns solche Photographien ein körperliches Bild, wie uns das natürliche Sehen nicht verschafft.

Zum Eindruck des Körperlichen trägt noch die Verteilung von Licht und Schatten wesentlich bei. Auch die wegen des Staubes stattfindende Lichtabsorption in der Luft spielt bei den Tiefenwahrnehmungen eine hervorragende Rolle, indem dadurch die Lichtstärke eines Objektes um so mehr abnimmt, je entfernter es sich von uns befindet.

Den psychologisch und auch physiologisch so wichtigen Fragen, die sich an die hier nur kurz berührten Tatsachen anknüpfen, können wir nicht näher treten, da eine Erörterung derselben, um von irgendwelchem Nutzen zu sein, einen viel größeren Raum beanspruchen würde, als hier zu unserer Verfügung steht. Aus demselben Grunde müssen wir auch darauf verzichten, die individuelle Entwicklung der Gesichtsvorstellungen und die in dieser Hinsicht so bedeutungsvollen Erfahrungen an operierten Blindgeborenen zu behandeln.

Anhang.

Die Ernährung und die Schutzeinrichtungen des Auges.

1. Die Ernährung des Auges. Das Auge stellt eine allseitig geschlossene Kapsel dar, innerhalb welcher sich ein sehr reichliches Gefäßnetz besonders in der Aderhaut und deren Fortsetzungen, dem Ziliarkörper und der Iris, verbreitet. Die hierdurch stattfindende große Blutzufuhr bezweckt nicht allein, dem Auge das notwendige Ernährungsmaterial zuzuführen, sondern hat außerdem die wichtige Aufgabe, die normale Spannung im Auge zu erhalten und zu regulieren. Vor allem scheint das Kammerwasser in einem, wenn auch sehr langsam erfolgenden, doch stetigen (von O. Weiss indes neuerdings bestrittenen) Wechsel zu sein: es wird ununterbrochen in irgendeiner Weise weggeführt und ebenso ununterbrochen wieder neugebildet. Da die Frage über die Abflußwege des Kammerwassers und über die Art und Weise, in welcher es gebildet wird, wegen ihrer großen Bedeutung für gewisse Augenkrankheiten in den Lehrbüchern der Augenheilkunde die gebührende Aufmerksamkeit gefunden hat, kann die Erörterung der hierüber gewonnenen Erfahrungen hier ausbleiben.

Der intraokulare Druck hat für die Leistungen des Auges eine sehr große Bedeutung, denn nur wenn dieser von der normalen Größe ist, kann der optische Apparat des Auges den an ihn gestellten Anforderungen Genüge leisten. Wenn der intraokulare Druck, z. B. durch Punktion der vorderen Augenkammer herabgesetzt wird, so sinkt der Augapfel zusammen, die Hornhaut wird gefaltet, und der optische Apparat ist natürlich nunmehr für seine Aufgaben ganz untauglich. Auch wird das Kammerwasser nach einem solchen Eingriff sehr schnell wieder abgesondert. Dabei stellt sich das interessante Verhalten dar, daß die neue Flüssigkeit an Eiweiß viel reicher als das normale Kammerwasser ist. Letzteres hat folgende Zusammensetzung: Wasser 98.7 Proz., feste Stoffe 1.3 Proz., darunter 0.09—0.03 Proz. Eiweiß.

Der normale intraokulare Druck variiert in direkter Proportion zu dem Druck in den intraokularen Blutgefäßen und beträgt beim Kaninchen etwa 20—25, beim Hunde etwa 20—30 mm Hg und beim Menschen etwa ebensoviel, kann aber bei gewissen Augenerkrankungen einen viel höheren Wert erreichen.

2. Die Schutzvorrichtungen des Auges. Das Auge ist oben, unten, hinten und an den Seiten durch knöcherne Wände geschützt; nur vorn ermangelt es eines solchen festen Schutzes, der ja auch hier nicht in Frage kommen könnte. Statt dessen haben wir die Augenlider, welche durch Reizung der Netzhaut, der Conjunctiva, der Cornea oder der Zilien reflektorisch äußerst leicht beweglich sind und durch ihren Schluß nicht allein vielerlei Schädlichkeiten vom Auge abhalten, sondern auch das Licht ausschließen, wodurch die Netzhaut Gelegenheit findet, sich von Zeit zu Zeit etwas auszuruhen (vgl. II, S. 265).

Auch die Zilien müssen wohl in erster Linie als Schutzvorrichtungen gegen das Eindringen von Staub usw. in dem Auge aufgefaßt werden. Die Augenbrauen hätten die Aufgabe, das Auge vor dem von der Stirn herabfließenden Schweiß zu schützen.

Endlich sind unter den Schutzvorrichtungen des Auges noch die Tränendrüsen zu erwähnen. Die in ihnen sezernierte Flüssigkeit (die Tränen) hat eine schwach alkalische Reaktion, enthält etwa 0.5 Proz. Albumin und 1.3 Proz. anorganische Bestandteile (hauptsächlich NaCl) sowie 98.2 Proz. Wasser. In erster Linie schützen die Tränen die vorderen Teile des Auges vor dem Austrocknen, in welcher Leistung sie jedoch, wie es scheint, zu einem gewissen Grade von der Sekretion der Bindehaut ersetzt werden können. Da sie ununterbrochen von der Tränendrüse nach den Tränenpunkten über das Auge fließen, werden sie dabei allerlei Infektionsstoffe, wie Bakterien u. dgl., aus

dem Konjunktivalsack herausspülen können. Auch besitzt die Tränenflüssigkeit die Eigenschaft, gewisse Bakterien zu töten oder in ihrer Entwicklung zu hemmen. Diese Eigenschaft geht aber durch 4—5 Minuten langes Kochen der Tränen verloren; sie ist wahrscheinlich dem Vorhandensein von Stoffen enzymartiger Natur zu verdanken und scheint, bei den Staphylokokken wenigstens, auf einer Agglutination zu beruhen.

Über die Menge der unter normalen Verhältnissen abgegebenen Tränen können wir kaum etwas Bestimmtes sagen. Nach einer Beobachung von Magaard an einem Kranken mit Ektropium des oberen Augenlides würde die von einer Tränendrüse täglich abgesonderte Menge nur 3.2 g betragen, was jedoch als Mittelwert entschieden zu gering erscheint.

Die Sekretion der Tränendrüse scheint sowohl durch den Halssympathicus als von zerebralen Nerven ausgelöst werden zu können, und diese Drüse würde sich also in bezug auf die Innervation ganz wie die Speicheldrüsen verhalten. Über den zerebralen Absonderungsnerven gehen die Angaben auseinander. Während einige Autoren ihn im N. trigeminus finden, geben andere an, daß nur der Facialis von Hause aus sezernierende Fasern für die Tränendrüse enthält. Letzteres scheint auf Grund verschiedener klinischer Beobachtungen wie auch nach Versuchen von Landolt an Kaninchen und Affen das wahrscheinlichere zu sein.

Als nächstes Zentrum der Tränenabsonderung geben Bechterew und Mislawsky den Sehhügel an. Dieselben Autoren haben außerdem gefunden, daß beim Hunde die Reizung der inneren Teile des vorderen und hinteren Abschnittes der Sigmoidalwindung sowie, wenn auch in einem erheblich geringeren Grade, die der äußeren Teile derselben Windung eine Tränenabsonderung hervorruft.

Die Absonderungsnerven der Tränendrüsen werden reflektorisch von allen zentripetalen Hirnnerven und vielen Rückenmarksnerven, sowie durch psychische Affekte allerart erregt.

Bei der Tätigkeit der Tränendrüsen treten morphologische Veränderungen in den Drüsenzellen zum Vorschein, welche denjenigen bei den Eiweißdrüsen genau entsprechen (vgl. I, S. 375) und daher hier keine nähere Berücksichtigung beanspruchen.

Von den Tränendrüsen werden die Tränen durch zahlreiche Ausführungsgänge in den Konjunktivalsack abgegeben; sie strömen hier längs der vorderen Oberfläche des Auges zwischen dieser und der Innenfläche der Augenlider zu dem Tränensee. Unter diesem Verlauf muß natürlich die Tränenflüssigkeit durch Abdünstung konzentrierter werden; diese Eindickung wird jedoch vielleicht durch Diffusion mit der Konjunktivalschleimhaut und deren Gefäßen innerhalb enger Grenzen gehalten. In den Tränensee münden die beiden Tränenpunkte, d. h. die Öffnungen der Tränenkanälchen, durch welche die Tränen in den Tränensack gelangen und von da durch den Tränennasengang in die Nasenhöhle übergehen.

Durch das Sekret der Meibomschen Drüsen werden die Ränder der Augenlider mit Fett überzogen und verhindern also im allgemeinen das Überfließen der Tränen. Nur wenn die Tränenabsonderung gewisse Grenzen überschreitet, kann die Gesamtmenge der Tränen nicht auf dem natürlichen Wege wegströmen, und die Tränen fließen über.

Zur gleichmäßigen Verteilung der Tränen auf die Oberfläche des Bulbus tragen die Bewegungen der Augenlider wesentlich bei, und zwar erfolgen sie beim Gesunden normal etwa zehn- bis zwölfmal in der Minute (Gstettner).

Der ziemlich komplizierte Mechanismus der normalen Tränenableitung kann hier nicht näher besprochen werden.

ZWEIUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Die Physiologie der Ganglienzelle und des Rückenmarkes.

§ 1. Allgemeines über den feineren Bau des Nervensystems.

Schon seit lange teilt man das Nervengewebe in zwei Elemente: Ganglienzellen und Nervenfasern. Erstere wurden zuerst in den Spinalganglien von Ehrenberg gesehen (1833). Daß die Fortsätze der Ganglienzellen zum Teil in Nervenfasern übergehen, wurde zuerst von Remak für die sympathischen Nervenfasern der Wirbeltiere (1838) und bald darauf von Helmholtz und Hannover für die Wirbellosen (1842) nachgewiesen. Deiters zeigte (1863), daß alle zentralen Ganglienzellen zwei Arten von Fortsätzen haben, nämlich 1. Achsenzylinderfortsätze, welche mit dunkelrandigen Nervenfasern in Verbindung stehen, indem sie in deren Achsenzylinder übergehen, und 2. Protoplasmafortsätze, welche sich sehr fein verästeln, und über deren Endschicksal Deiters völlig im ungewissen blieb.

Einen neuen Aufschwung erhielten die Forschungen über den feineren Bau des Nervensystems durch die von Golgi (1873) eingeführte Methode, die nervösen Elemente mit Silber zu imprägnieren; dank dieser wurde von zahlreichen Autoren ein überaus umfangreiches Beobachtungsmaterial zusammengebracht und die Grundlagen unserer jetzigen Auffassung vom feineren Bau des Nervensystems gelegt.

Bei der Deutung der Befunde wie auch in den tatsächlichen Angaben weichen die Autoren indessen in vielerlei Beziehung untereinander ab. Die zahlreichsten Anhänger hat indessen zurzeit die folgende, unter anderen von Cajal, Waldeyer, Kölliker, Retzius und v. Lenhossek vertretene Auffassung (die Neuronenlehre), die durch ihre seltene Klarheit ganz besonders ansprechend erscheint.

Nach dieser Auffassung besteht das Nervensystem aus zahlreichen, untereinander genetisch nicht zusammenhängenden Nerveneinheiten, die nunmehr allgemein als Neurone bezeichnet werden. Der Hauptteil eines Neurons ist die Ganglienzelle. Von derselben gehen mehr oder weniger zahlreiche Ausläufer aus, von welchen ein oder zwei (in gewissen Zellen mehrere) als Achsenzylinder in Nervenfasern fortgesetzt und infolgedessen als Achsenzylinder- oder Nervenfortsätze bezeichnet werden, während die übrigen, die sogen. Dendriten (die Protoplasmafortsätze Deiters') sich

unaufhörlich in immer feinere Ästchen zerteilen und hierdurch die Oberfläche der Ganglienzelle in einem zuweilen sehr beträchtlichen Grade vergrößern.

Der Nervenfortsatz läuft als wesentlichster Bestandteil der Nervenfasern bis zu deren Endverzweigung, woselbst er sich in der Regel in ein kleines Bäumchen zersplittert. An verschiedenen Orten seines Verlaufes gibt er in der Regel mehr oder weniger zahlreiche Seitenzweige (Kollateralen) ab, welche ihrerseits nach einem kürzeren oder längeren Verlauf, ganz wie die Nervenfasern selbst, in Faserbäumchen endigen.

Die einzelnen Neurone sind sowohl im zentralen als auch im sympathischen Nervensysteme solcherart miteinander verbunden, daß die Endbäumchen eines Neurons den Zellkörper eines anderen Neurons umspinnen, indem sie mit diesem selbst, wie mit dessen Dendriten in Berührung kommen (vgl. das Schema Fig. 158). Die Dendriten leiten also nur in zellulipetaler Richtung, während die Nervenfortsätze mit ihren Kollateralen nur in zellulifugaler Richtung leiten. Zwischen den Dendriten und den sie umspinnenden Endbäumchen existiert keine wirkliche Kontinuität, sondern alles geschieht nur durch Berührung.

Als konstituierende Elemente enthalten die Neurone Fibrillen, die aus einem zusammenhängenden Netzwerk bestehen. Unter verschiedenen Umständen können diese Fibrillen bedeutende Veränderungen erleiden und dürfen daher nicht als fixe Strukturen gelten.

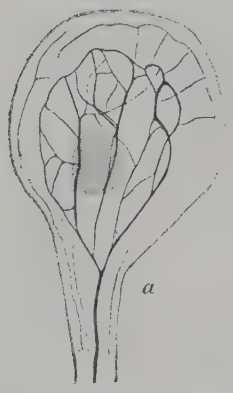
Zu wesentlich anderen Schlüssen ist Golgi gekommen. Die Ganglienzellen werden in zwei große Gruppen geteilt, die Golgi, um nichts zu präjudizieren, einfach als Typus I und Typus II bezeichnet. Beim Typus I geht der Nervenfortsatz, nachdem er eine größere oder kleinere Zahl von Kollateralen abgegeben hat, in den Achsenzylinder einer myelinhaltigen Nervenfaser über, während bei den Zellen vom Typus II der Nervenfortsatz fast gleich nach seinem Austritt aus der Zelle sich in außerordentlich zahlreiche, feine Ästchen splittert. Diese Fäserchen verbinden sich sehr innig mit denjenigen, die durch das Aufsplittern der Kollateralen der Zellen vom Typus I entstehen, und dadurch werden Netzwerke gebildet, durch welche die verschiedenen Teile des Nervensystems anatomisch und funktionell untereinander vereinigt werden. In diesem Netz erblickt Golgi den eigentlichen Träger der zentralen Verrichtungen der Nervenzentren. Die Dendriten anastomosieren nicht mit anderen Nervenzellen und sind wesentlich als nutritive Organe aufzufassen, indem sie zu den Gefäßen in einer nahen Beziehung stehen.

Dieser Anschauung nähern sich gewissermaßen die von Apáthy auf Grund seiner Untersuchungen an Wirbellosen entwickelten Ansichten. Das Neuropil, welches bei diesen Tieren die Mitte der Ganglien ausfüllt, stellt eine aus feinsten Nervenzweigen bestehende Netzbildung dar. In dieser splittern sich die zentripetalen Fasern auf, und aus ihr sammeln sich sehr dünne Fäserchen, die in die Ganglienzellen hineinziehen und hier ein

äußeres Gitter bilden (Fig. 156). Von diesem ziehen radiäre Fibrillen dem Kern zu und vereinigen sich in dessen Nähe zu einem zweiten, aus dickeren Fibrillen bestehenden Korb, aus dem eine starke zentrifugale Fibrille hervorgeht. Die Neurofibrillen stellen also das leitende Element des Nervensystems dar, und durch sie werden alle Teile des Nervensystems in direkte Verbindung miteinander gebracht. (Nach Bethe.)

Bei gewissen Wirbellosen wenigstens (Carcinus, Astacus) geht nur ein kleiner Teil der Neurofibrillen durch die Ganglienzellen; hier müssen also die Fibrillenübergänge von Faser zu Faser und ihre Vermischung zum größten Teil in der zentralen Fasermasse und ihren Gittern gelegen sein.

Nach Bethe würden die Neurofibrillen auch bei den Wirbeltieren das leitende Element im Nervensysteme darstellen, indem sie sowohl in den peripheren Nervenfasern, wie auch in den ihnen analogen markhaltigen Fasern des zentralen Nervensystems bis zu den Endverästelungen ununterbrochen verlaufen und dabei untereinander keine Verbindungen eingehen. Die entgegengesetzten Resultate von Cajal seien durch methodische Fehler verursacht. In den Ganglienzellen setzen sich diese Fibrillen fort und zwar entsendet jeder Protoplasmafortsatz einige Fäserchen in den Achsenzylinderfortsatz. Außerdem verlaufen Faserzüge in verschiedenen Richtungen durch die Ganglienzellen und jeder Fortsatz steht mit jedem anderen durch ein mehr oder weniger starkes Fibrillenbündel in Verbindung. Endlich treten Fibrillen von der Ganglienzelle heraus und verbinden sich mit den von anderen Nervenzellen kommenden zu extrazellularen, den Gittern bei den Wirbellosen entsprechenden Netzwerken.



Figur 156. Ganglienzelle von Hirudo, mit feinem Außengitter und dickerem Innengitter, von welchem eine dicke Fibrille austritt, nach Bethe.

Wie Apáthy faßt auch Bethe die Nervenfasern nicht als Ausläufer der Ganglienzellen auf, sondern stellt sich vor, daß sie sich aus anderen Zellen entwickeln. Wenn dem so wäre, so würde die Neuronenlehre in keiner noch so modifizierten Form mehr aufrecht erhalten werden können (vgl. unten S. 331).

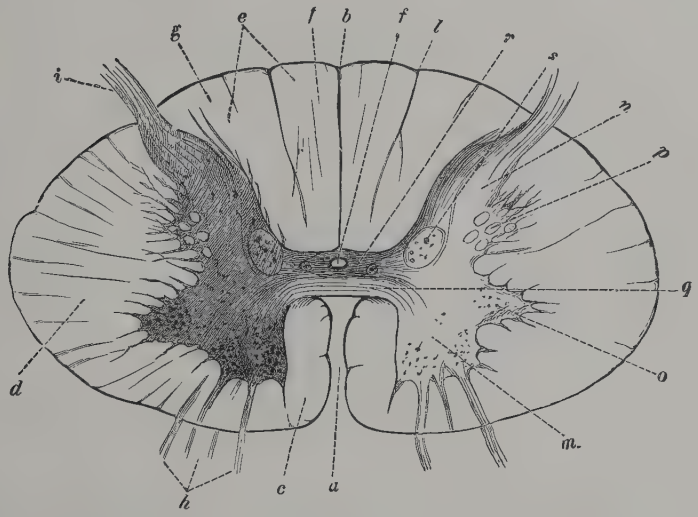
Zurzeit ist es nicht möglich, diese verschiedenen Anschauungen zu einem einheitlichen Ganzen zu verbinden, und eine nähere Erörterung derselben würde viel zu viel Raum beanspruchen, weshalb ich mich auf den vorstehenden summarischen Bericht beschränken muß. Man könnte sich vorstellen, daß die physiologischen Erfahrungen in dieser Hinsicht ausschlaggebend sein müßten. Dies ist indessen lange nicht der Fall, denn unsere jetzigen Kenntnisse können im großen und ganzen ebenso gut in Übereinstimmung mit der einen wie mit der anderen Auffassung gebracht werden, was ja im Grunde nichts anderes besagt, als daß unser Wissen von dem feineren Bau und von den Verrichtungen des Nervensystemes noch zu wenig

umfangreich ist, um eine einigermaßen befriedigende und sichergestellte Ansicht zu gestatten.

Übersichtliche Darstellungen der vorliegenden Frage finden sich bei Hoche, Die Neuronenlehre und ihre Gegner, Berlin 1899; — Verworn, Das Neuron in Anatomie und Physiologie, Jena 1900; — Nissl, Die Neuronenlehre und ihre Anhänger, Jena 1903; — Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig 1903; — Golgi, Nordisches medizinisches Archiv 1907. — Cajal, Ebenda 1907.

§ 2. Der Bau des Rückenmarkes[1]).

Auf einem Querschnitt des Rückenmarkes (s. Fig. 157) bemerken wir: die graue, Ganglienzellen enthaltende Substanz und die sie umgebende, aus Nervenfasern bestehende



Figur 157. Halbschematischer Querschnitt des Rückenmarkes, nach Erb. *a*, vordere Längsfurche, *b*, hinteres Septum, *c*, Vorderstrang, *d*, Seitenstrang, *e*, Hinterstrang, *f*, Funiculus gracilis, *g*, Funiculus cuneatus, *h*, vordere, *i*, hintere Wurzel, *k*, Zentralkanal, *l*, Sulcus interm. post., *m*, Zellen des Vorderhorns, *n*, Zellen des Hinterhorns, *o*, Seitenhorn, *p*, Processus reticularis, *q*, vordere Kommissur, *r*, hintere Kommissur, *s*, Clarkesche Säule.

weiße Substanz. Das Rückenmark ist durch die vordere Längsfurche (*a*) und das hintere Septum (*b*) in zwei symmetrische Hälften geteilt, welche durch die beiden Kommissuren (*q*, *r*), die vordere weiße und die hintere graue, in Verbindung miteinander stehen.

Die graue Substanz, welche in ihrer Mitte vom Zentralkanal (*k*) durchzogen ist, hat im allgemeinen die Form eines H, zeigt aber an verschiedenen Niveaus ein etwas verschiedenes Aussehen.

Die Wurzelfasern treten an jeder Hälfte des Rückenmarkes in zwei gesonderten Gruppen in das Rückenmark hinein und werden als vordere und hintere Wurzeln bezeichnet. Durch dieselben wird die weiße Substanz des Rückenmarkes auf jeder

[1]) Nach Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane. Achte Auflage. Leipzig 1911; — Obersteiner, Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Zentralorgane. Fünfte Auflage. Wien 1912.

Seite in drei Abteilungen getrennt, nämlich 1. die Vorderstränge, zwischen der vorderen Längsfurche und den lateralen Fasern der vorderen Wurzeln; 2. die Seitenstränge, zwischen diesen und den hinteren Wurzelfasern; 3. die Hinterstränge, zwischen den letzteren und dem hinteren Septum.

Die graue Substanz wird jederseits in das Vorderhorn und Hinterhorn geteilt. In dem unteren Hals- und oberen Brustmark, sowie innerhalb des Lendenmarkes wird der lateralste Teil des Vorderhorns mehr und mehr selbständig und hebt sich als Seitenhorn (*o*) ab.

Unter den Ganglienzellen der grauen Substanz bemerken wir 1. die in verschiedenen Gruppen angeordneten Zellen des Vorderhorns (*m*); 2. die Zellen der sogen. Clarkeschen Säulen (*s*) an der Grenze zwischen Vorder- und Hinterhorn (in der Ausdehnung vom Ende des Halsmarkes bis zum Anfang des Lendenmarkes); 3. die Zellen der Substantia gelatinosa Rolandi an der Spitze des Hinterhorns; 4. übrige Zellen in dem Hinterhorn.

Die in die vorderen Wurzeln austretenden Fasern sind die Achsenzylinderfortsätze von den Zellen in dem Vorderhorn derselben Seite. Es wird auch angegeben, daß sich in den vorderen Wurzeln Fasern finden, die aus den Vorderhornzellen der entgegengesetzten Seite entspringen und die vordere Kommissur passieren würden.

Die Zellen des Hinterhorns stehen in keiner direkten Verbindung mit Wurzelfasern, und die in den hinteren Wurzeln enthaltenen Nerven stellen Fortsätze von Zellen in den Spinalganglien dar.

Diese Zellen sind meistens unipolar, d. h. sie entsenden nur einen einzigen Ausläufer; nach einem kurzen Verlauf teilt dieser sich aber in zwei Äste, von welchen der eine peripherwärts geht und sich mit der vorderen Wurzel zum gemischten Nervenstamm vereinigt, während der andere Ast als hintere Wurzel in das Rückenmark eintritt. Hier teilen sich fast alle diese Wurzelfasern in einen absteigenden und einen aufsteigenden Ast, welche alle beide Kollateralen aussenden und nach einem kürzeren oder längeren Verlauf gleichwie die Kollateralen in die graue Substanz eintreten und sich mit den Ganglienzellen daselbst verbinden.

Die peripheren Nervenfasern haben also ihre Ursprungszellen entweder in den Zellen der Vorderhörner oder in denjenigen der Spinalganglien.

Diejenigen Nervenfasern, welche aus den Zellen der Vorderhörner entspringen, sind alle zentrifugal, die Nervenfasern, die den Spinalganglien entstammen, größtenteils zentripetal.

In bezug auf die weiteren Verbindungen der beiden Fasergattungen haben wir zu unterscheiden: 1. die sekundäre zentrifugale Bahn; 2. die sekundäre zentripetale Bahn und 3. die Bahnen, welche den Übergang einer zentripetalen Erregung auf die zentrifugalen Bahnen vermitteln.

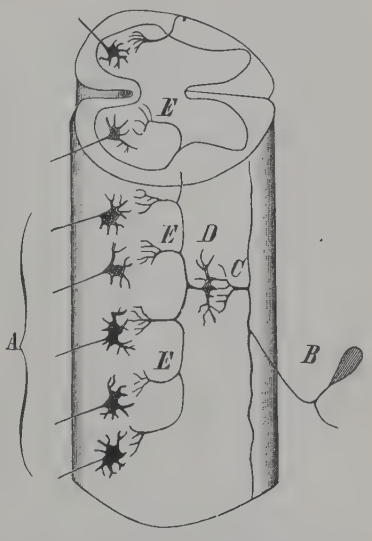
Als sekundäre zentrifugale Bahnen bezeichnen wir diejenigen Verbindungen, durch welche die Ganglienzellen der Vorderhörner mit den höheren Teilen des zentralen Nervensystems verbunden werden; diese Verbindungen stellen diejenigen Bahnen dar, durch welche eine in den höheren Teilen des zentralen Nervensystems in irgendwelcher Weise ausgelöste Erregung auf die Ursprungszellen der zentrifugalen Nerven übertragen wird.

Die zentripetalen Erregungen werden nach den höheren Teilen des Nervensystems dadurch übertragen, daß sich die aus den Spinalganglien kommenden Nervenfasern mit Ganglienzellen in den Hinterhörnern, bzw. dem Kopfmark verbinden, deren Achsenzylinderfortsätze als sekundäre zentripetale Bahn die Erregung weiterführen.

Der Übergang von den zentripetalen zu den zentrifugalen Bahnen kann in mehrfacher Weise stattfinden. Das Einfachste ist der Fall, wenn eine zentripetale Nervenfaser oder die Kollaterale einer solchen ohne Vermittlung neuer Elemente mit der

Ursprungszelle einer zentrifugalen Nervenfaser bzw. extrazellular mit ihren Fibrillen in Verbindung tritt.

Auch kann in irgendeiner Weise zwischen den primären Bahnen als neues Element eine Ganglienzelle mit ihren Ausläufern usw. eingeschaltet sein, etwa wie dies das Schema Figur 158 im Sinne der Neuronenlehre darstellt. Die Endfibrillen einer zentripetalen Nervenfaser (*B*) oder Kollaterale (*C*) verbinden sich mit einer Ganglienzelle (Strangzelle) irgendwo im zentralen Nervensystem (*D*). Diese Zelle sendet einen Achsenzylinderfortsatz aus, der eine größere oder geringere Zahl von Kollateralen (*E*) trägt, welche ihrerseits mit je einer Vorderhornzelle (*A*) verbunden sind. Durch diese Anordnung wird, wie ersichtlich, die Erregung von einer einzigen zentripetalen Nervenfaser auf eine große Anzahl zentrifugaler Fasern übertragen, und noch reichlicher wird diese Verbindung, wenn wir uns zwischen der Zelle (*D*) und den zentrifugalen Zellen (*A*) noch eine oder mehrere solche verbindende Zellen eingeschoben denken.



Figur 158. Schema nach Kölliker und v. Lenhossek. *A*, zentrifugale Zellen, mit Wurzelfasern; *B*, Spinalganglienzelle mit ihrem Ausläufer; *C*, eine sensible Kollaterale; *D*, Strangzelle mit T-förmig geteiltem Nervenfortsatz; *E*, dessen Kollateralen.

Durch die Kollateralen und die eingeschalteten Zellen, sowie durch die extrazellularen Netzwerke ist also außerordentlich reichlich dafür gesorgt, daß eine zentripetale Erregung direkt oder indirekt fast an jedem Punkt ihrer Bahn mit den Ursprungszellen zentrifugaler Nerven in Verbindung kommen kann, und hierin haben wir die anatomische Grundlage für die durch physiologische Beobachtungen längst festgestellte Tatsache, daß eine solche Verknüpfung der zentripetalen und zentrifugalen Bahnen in der mannigfachsten Weise stattfindet. Wie aber die geordneten, für bestimmte Zwecke abgepaßten Verbindungen verschiedener Nervenbahnen zustande kommen, ist eine viel schwierigere Frage, welche wir vorläufig kaum beantworten können. Nur ganz allgemein können wir sagen, daß die Verbindungen bestimmter Gebiete, sei es rein anatomisch, sei es funktionell, leichter als diejenigen anderer Gebiete zuwege gebracht werden können — was indes nur eine Umschreibung des Sachverhalts darstellt.

§ 3. Verschiedene Arten der Nerven.

a. Einteilung der Nerven nach ihrer physiologischen Aufgabe.

In bezug auf ihre physiologische Aufgabe lassen sich die Nerven in zwei große Hauptabteilungen: zentrifugale und zentripetale Nerven zusammenfassen. Erstere übertragen Impulse von dem zentralen Nervensystem nach den peripheren Organen in allen Teilen des Körpers, während letztere von allen Teilen des Körpers Nachrichten nach dem zentralen Nervensystem bringen.

Die Zahl der hinteren Wurzelfasern ist etwas größer als die der vorderen. Bei zwei Fröschen von 23 und 63 g Körpergewicht fand Birge in den hinteren Wurzeln 3781 bzw. 5335, in den vorderen 3528 bzw. 4283 Fasern. In den Kokzygealnerven der Katze enthielten nach den Zählungen von Dale die hinteren Wurzeln konstant mehr Fasern als die vorderen. Dasselbe Ergebnis bekam früher auch Stilling beim Menschen.

1. Zu den zentrifugalen Nerven gehören:

α. Die motorischen Nerven, d. h. diejenigen Nerven, welche bei ihrer Reizung Kontraktion der Körpermuskeln hervorrufen, also die Nerven der Skelettmuskeln, ferner die gefäßverengenden Nerven, die motorischen Nerven für die Muskulatur des Darmes, der Drüsengänge, der Bronchien usw.

β. Die sekretorischen Nerven vgl. oben I, S. 370 (Speicheldrüsen), I, S. 378 (Magenschleimhaut), I, S. 388 (Pankreas), I, S. 564 (Schweißdrüsen).

γ. Die hemmenden Nerven, d. h. Nerven, welche eine stattfindende dissimilatorische Tätigkeit aufheben oder herabsetzen. Hierzu gehören vor allem der Herzvagus (vgl. I, S. 271), ferner die gefäßerweiternden Nerven (I, S. 329), die hemmenden Nerven des Darmes (I, S. 416).

Betreffend die bei der Reizung der hemmenden Nerven in den verschiedenen Organen stattfindenden inneren Vorgänge wissen wir nur sehr wenig. Für den Herzvagus besitzen wir allerdings gewisse Beobachtungen, welche dafür sprechen, daß dieser Nerv bei seiner Reizung im Herzen Vorgänge hervorruft, welche den bei der Kontraktion stattfindenden entgegengesetzt sind, und man hat daraus den Schluß gezogen, daß der Vagus einen nutritiven Einfluß auf das Herz ausübt. Erfahrungen, welche schon oben (I, S. 270) mitgeteilt worden sind, zeigen indes, daß unter günstigen Umständen das Tier nach doppelseitiger Vagusdurchscheidung noch sehr lange am Leben bleiben kann, ohne daß im Herzen irgendwelche pathologisch-anatomischen Veränderungen bei der Sektion nachgewiesen werden können.

Auf die Frage nach dem Einfluß des Nervensystems auf den Ernährungszustand der Organe werden wir in § 4a (S. 319) zurückkommen müssen.

2. Zu den zentripetalen Nerven gehören:

α. Alle diejenigen Nerven, welche bewußte Empfindungen hervorrufen, also die Nerven der höheren Sinne, die Tast-, Temperatur- (und Schmerz-) Nerven der Haut, die Nerven der inneren Organe, insofern ihre Erregung zum Bewußtsein gelangt.

β. Nerven, welche keine bewußten Empfindungen hervorrufen, sondern Nachrichten von den verschiedenen Organen dem zentralen Nervensystem bringen, durch welche dieses, ohne daß dabei Bewußtsein oder Wille beteiligt sind, die Tätigkeit der Organe in der einen oder anderen Richtung beeinflußt. Beispiele von solchen Nerven haben wir im Depressor (I, S. 278) und im Lungenvagus (I, S. 464).

Eine scharfe Trennung dieser beiden Gruppen läßt sich übrigens nicht durchführen, da es sehr wahrscheinlich ist, daß zahlreiche Nerven der zweiten Gruppe bei genügend starker Reizung einen Schmerz, d. h. eine bewußte Empfindung auslösen.

b. Die besonderen Eigenschaften verschiedener Arten von Nervenfasern.

Die histologischen Beobachtungen haben ergeben, daß die Nervenfasern hinsichtlich ihres Baues Differenzen darbieten, und es ist von vornherein anzunehmen, daß diese Verschiedenheit zum Teil wenigstens ein Ausdruck von Differenzen der physiologischen Wirkungsweise ist. Unsere hierhergehörigen Kenntnisse sind indes noch sehr dürftig und erlauben kaum irgendwelche bestimmten Schlußfolgerungen. Um den Standpunkt unseres Wissens in dieser Frage darzulegen, erlaube ich mir, hauptsächlich

aus einer von Engelmann mitgeteilten Zusammenstellung folgende Übersicht hier wiederzugeben.

Bei einer engbegrenzten Kompression hört das Leitungsvermögen früher in den sensiblen als in den motorischen Nerven auf.

Der konstante Strom wirkt auf die meisten zentrifugalen Nerven nur bei Schließung und Öffnung, auf die meisten zentripetalen aber während der ganzen Schließungsdauer merklich erregend (vgl. II, S. 15).

Derselbe Unterschied besteht zwischen beiden Gruppen funktionell verschiedener Nerven in Rücksicht auf die tetanisierende Wirkung übernormaler, nicht tödlich wirkender Temperaturen.

Bei Temperaturen von 44 bis 48° erlischt beim Frosche die Erregbarkeit der sensiblen Nervenfasern, während die motorischen Nervenfasern dabei noch völlig leistungsfähig sein können (Hafemann).

Ungleiche Reizbarkeit gegen Induktionsströme zeigen bei demselben Tier die Nerven der Strecker und Beuger der Extremität, die der Öffner und Schließer der Krebsschere, die Nerven der Extremitäten einerseits und die NN. vagus, sympathicus und die Schweißnerven andererseits, die Beschleunigungs- und Hemmungsfasern des Herzens.

Viele chemische Agentien wirken auf motorische Nerven stark erregend, auf sensible anscheinend gar nicht oder sehr viel schwächer. — Die herzhemmenden Fasern werden durch lokale Einwirkung von KNO_3 von $^1/_4$ Proz. auf den Herzvagusstamm gelähmt, bei Erhaltung der Erregbarkeit der Akzeleratoren usw.

Daß sich auch zwischen verschiedenen zentripetalen Nerven eine Differenz vor findet, scheint gewissermaßen aus der Tatsache zu folgen, daß nach Einspritzung von Stovainlösungen in den Wirbelkanal des Menschen die Hautsinne einer und derselben Gegend nicht zu gleicher Zeit verschwinden. Hierbei wird nämlich zuerst der Schmerzsinn aufgehoben; dann verschwindet nach einer verhältnismäßig längeren Zeit der Kältesinn und kurz nachher der Wärmesinn; am allerletzten geht die Fähigkeit verloren, Druckreize wahrzunehmen (Baglioni und Pilotti).

Auch wenn mehrere der hier erwähnten Unterschiede zwischen verschiedenen Nerven auf Verschiedenheiten der betreffenden Endorgane zurückgeführt werden müssen, scheinen andere dagegen von Verschiedenheiten der Nervenfasern selbst bedingt zu sein. Obschon diese Frage nicht leicht in der einen oder anderen Richtung bestimmt zu entscheiden ist, wird man, wie Engelmann bemerkt, jedenfalls gut tun, mit Verallgemeinerungen vorsichtig zu sein, und darf also nicht die an einer Nervengattung gewonnenen Ergebnisse ohne weiteres auf alle Nerven übertragen.

c. Magendies Lehrsatz.

Betreffend die physiologische Aufgabe der vorderen und der hinteren Wurzeln stellte sich der berühmte Anatom Willis vor, daß jene mit dem Großhirn (dem Zentralorgan für die Sensibilität und die Motilität), diese aber mit dem Kleinhirn (dem Zentralorgan für die vegetativen Verrichtungen: Zirkulation, Nutrition, Sekretion usw.) in Verbindung ständen. Noch im Jahre 1811 suchte Bell die Richtigkeit dieser Anschauung experimentell nachzuweisen, ging aber, nachdem Magendie 1822 seine hierhergehörigen, sogleich zu besprechenden Untersuchungen veröffentlicht hatte, zu der Ansicht dieses Autors über. Das Gesetz von der verschiedenen Funktion der vorderen und hinteren Rückenmarkswurzeln wird indes noch allgemein als der Bellsche Lehrsatz bezeichnet.

Magendies Lehrsatz sagt uns, daß die vorderen Rückenmarkswurzeln nur zentrifugale, die hinteren nur zentripetale Nervenfasern enthalten.

Ursprünglich wurde von Magendie, Bell, Johannes Müller und deren Nachfolgern nur nachgewiesen, daß in den vorderen Rückenmarkswurzeln allein motorische Nerven für die Skelettmuskeln enthalten waren. Nachdem man aber andere zentrifugale Nerven entdeckt hatte, wurde bald der Nachweis geliefert, daß auch diese in die vorderen Wurzeln austreten, und zwar für die vasokonstriktorischen Nerven von Pflüger und Claude Bernard, für die gefäßerweiternden Nerven von Dastre und Morat sowie von Gaskell, für die Schweißnerven von Luchsinger.

Von der absoluten Gültigkeit des betreffenden Lehrsatzes war man eine Zeitlang allgemein überzeugt, fortgesetzte Arbeiten zeigten indessen, daß sehr bemerkenswerte Ausnahmen von demselben zu konstatieren sind. Die hinteren Wurzeln enthalten nämlich nicht ausschließlich zentripetale, sondern auch, obgleich in einer verhältnismäßig geringen Zahl, zentrifugale Nervenfasern. Nach Stricker und seinen Schülern führen die hinteren Wurzeln des IV. und V. Lumbalnerven (Hund) gefäßerweiternde Nerven für die hinteren Extremitäten, und die hinteren Wurzeln des Plexus brachialis solche für die vorderen Extremitäten (vgl. I, S. 331). Nach Steinach würden sich beim Frosch in den hinteren Wurzeln der Rückenmarksnerven motorische Nerven für den Oesophagus, den Magen, den Dünndarm, das Rectum und die Blase vorfinden, was aber von Dale nicht bestätigt werden konnte. In seltenen Fällen haben Horton-Smith und Dale Fasern für einzelne Skelettmuskeln des Frosches in den hinteren Wurzeln gefunden.

Über den Ursprung der in den hinteren Wurzeln enthaltenen gefäßerweiternden Nerven hat Bayliss unter Anwendung der Degenerationsmethode (vgl. II, S. 319) beim Hunde nähere Untersuchungen ausgeführt und dabei gefunden, daß die betreffenden Nerven nicht dem Rückenmark, sondern den Spinalganglien entstammen. Sie stellen also eine bestimmte Ausnahme von Magendies Lehrsatz dar.

Noch eine andere Ausnahme von diesem Lehrsatz hat man beobachtet — diese Ausnahme ist aber nur scheinbar. Magendie selbst bemerkte, daß zuweilen auch die vorderen Wurzeln sensibel waren. Longet zeigte dann, daß sich diese Sensibilität der vorderen Wurzel nur bei intakter hinterer Wurzel nachweisen ließ, daß sie also von Fasern aus der hinteren Wurzel herrührte, welche von dieser auf die vordere Wurzel übergingen. Die letztere war also nicht von Hause aus sensibel, und ihre Sensibilität wurde in der Folge als eine „rückläufige“ bezeichnet (sensibilité récurrente).

Nun nahm man eine Zeitlang an, daß sensible Fasern nur auf die motorische Wurzel desselben Nervenpaares übergingen. Die klinische Erfahrung lehrte indessen, daß dieser Übergang in einem viel größeren Umfange stattfindet, indem in der Peripherie des Körpers die zentripetalen Nerven vielfach von dem einen Stamm auf den anderen übergehen, so daß hier die sensible Leitung gewissermaßen in beiden Richtungen stattfindet.

§ 4. Die Leistungen der Ganglienzelle.

Seit der Entdeckung der Ganglienzellen hat man bis in die letzte Zeit fast allgemein angenommen, daß gerade sie die Träger der zentralen Verrichtungen des Nervensystems darstellen. Die wichtigste Stütze dieser Auffassung lag in dem durchgreifenden Unterschied zwischen dem physio-

logischen Verhalten des peripheren Nerven und des zentralen Nervensystems, welcher Unterschied auf das dem letzteren spezifische Element, die Ganglienzelle, als fast selbstverständlich bezogen wurde. Nach den neueren Erfahrungen über den feineren Bau des zentralen Nervensystems ist es indes nicht ausgeschlossen, daß die extrazellularen Netze und Verbindungen von Neurofibrillen hierbei eine vielleicht noch wichtigere Rolle als die Ganglienzellen spielen könnten, obgleich wir in dieser Hinsicht nur noch sehr wenige bestimmte Erfahrungen besitzen. Um in dieser Frage nichts zu präjudizieren, wäre demnach irgendwelche andere Bezeichnung für diejenigen Bestandteile des Nervensystems, welche das Substrat dieser zentralen Verrichtungen ausmachen, angezeigt. Der Einfachheit wegen werde ich indes bei dem alten Namen bleiben, dabei aber ausdrücklich bemerkend, daß die hier zusammengestellten Erfahrungen und die aus ihnen gezogenen Schlußfolgerungen im großen und ganzen von unserer Vorstellung vom Baue des Nervensystems nur wenig berührt werden. Tatsächlich wären sie auch dann gültig, wenn es definitiv bewiesen werden würde, daß die der Ganglienzelle zugeschriebenen Verrichtungen zum größeren oder kleineren Teil durch extrazellulare Bildungen ausgeübt werden.

a. Die nutritive Aufgabe der Ganglienzelle.

Im Jahre 1852 fand Waller sen., als er (am Hunde oder an der Katze) die hintere Wurzel des II. Zervikalnerven zwischen Ganglion und Rückenmark durchschnitt und die Tiere nach einiger Zeit tötete, daß das mit dem Ganglion noch verbundene periphere Ende der Wurzel normal blieb, während das zentrale Ende derselben sowie dessen Fortsetzung in das Rückenmark degenerierte. — Wenn dagegen der Nerv peripher vom Ganglion durchschnitten wurde, degenerierte das periphere Ende des Nerven, und das zentrale Ende samt der Fortsetzung desselben in das Rückenmark blieben normal. Nach Durchtrennung der vorderen Wurzel degenerierte das periphere Ende der zentrifugalen Nervenfaser, während das zentrale Ende normal blieb.

Schon vor Waller hatte Türck (1850) bei seinen Untersuchungen über das zentrale Nervensystem gefunden, daß eine partielle Durchschneidung des Rückenmarkes in den Rückenmarkssträngen eine Degeneration hervorrief, welche sich sowohl aufwärts als abwärts, aber nicht in denselben Fasersträngen fortpflanzte.

Durch diese Arbeiten war also nachgewiesen, daß eine Nervenfaser nur in dem Falle normal bleibt, wenn sie in unversehrter Verbindung mit der zugehörigen Ganglienzelle steht.

Die Wallersche Degeneration ist von einer sehr großen Bedeutung gewesen für die Erforschung der Leitungsbahnen im zentralen Nervensystem (vgl. später) sowie auch sonst, wie z. B. bei der Untersuchung, von welcher Nervenwurzel ein bestimmter Nerv stammt, oder um die verschiedenen Nervenfasern, die zu einem Nervenstamm ge-

hören, voneinander physiologisch zu isolieren, was daher gelingt, weil nicht alle Nervenfasern nach der Durchtrennung gleichschnell degenerieren.

Wir sind indes genötigt, zu dem Gesetz von Waller einen Zusatz hinzuzufügen. Man hat nämlich gefunden, daß auch der mit der Ganglienzelle noch zusammenhängende Stumpf sowie diese selbst nach der Durchschneidung des Nerven sekundäre Veränderungen darbietet. Hierbei scheinen sich die Verhältnisse bei den motorischen Zellen und denen der Spinalganglien etwas anders zu gestalten. Bei jenen treten gewisse, durch Volum- und Strukturveränderungen charakterisierte Störungen im Bau der Zelle etwa 24—48 Stunden nach Durchschneidung des Nerven ein und binnen etwa 15—20 Tagen gehen zahlreiche Zellen zugrunde. Die noch zurückgebliebenen werden aber von nun an, selbst wenn keine Verheilung der Nervenenden stattgefunden hat, Sitz regenerativer Vorgänge und bekommen allmählich ihre normale Beschaffenheit wieder. Wenn aber dauernd keine Verheilung der Nervenenden zustande kommt, so fangen diese Zellen im Laufe von Monaten nach der Durchschneidung allmählich an zu atrophieren und verschwinden endlich. — Die gleichen Erscheinungen treten auch bei den zentrifugalen sympathischen Nerven auf: wenn der Halssympathicus durchschnitten wird, so werden gewisse Zellen im gleichseitigen Vorderhorn atrophisch; nach Durchschneidung der vom ersten Halsganglion austretenden Fasern gehen dessen Zellen größtenteils zugrunde usw.

Die in den Spinalganglienzellen nach Durchschneidung des zugehörigen Nerven auftretenden Strukturveränderungen führen nach v. Gehuchten nach etwa 90 Tagen zur vollkommenen Zerstörung derselben. Um normal bleiben zu können, hat also die Spinalganglienzelle die von der Peripherie kommenden Erregungen nötig.

Dagegen hebt (bei jungen Tieren) die Durchschneidung der hinteren Wurzel zentral vom Ganglien die Entwicklung des entsprechenden Ganglions und der damit zusammenhängenden peripheren Nervenfaser nicht auf (Anderson).

Die Folgen der Durchschneidung der zentripetalen Nerven erstrecken sich noch auf gewisse, mit den hinteren Wurzelfasern zusammenhängende Ganglienzellen im Rückenmarke. Bei jungen Tieren wird die Entwicklung der Zellen der Clarkeschen Säulen nach Durchschneidung des Ischiadicus aufgehoben (Anderson). Ja, selbst die motorischen Zellen der Vorderhörner wie die vorderen Wurzelfasern werden durch die Ausschaltung der hinteren Wurzeln angegriffen und gehen in einer größeren oder geringeren Zahl zugrunde, insbesondere, wenn noch die gleichseitige Hälfte des Rückenmarkes durchschnitten wird.

Unter solchen Umständen ist es leicht zu begreifen, wie sich z. B. nach einer Extremitäten-Amputation eine Atrophie in denjenigen Leitungsbahnen und grauen Massen des Nervensystems, welche dieser Extremität zugeordnet sind, allmählich ausbildet. Bei jüngeren Individuen entwickeln sich diese Veränderungen schneller als bei älteren, erwachsenen.

Auf diese Tatsachen gestützt, hat Gudden eine experimentelle Methode ausgebildet, um die einem gewissen Organ zugehörigen Leitungsbahnen und Zentren herauszufinden. Zu diesem Zwecke exstirpiert er bei ganz jungen Tieren ein Organ, läßt das Tier genügend lange am Leben und untersucht dann die Ausbreitung und Lokalisation der im zentralen Nervensystem entstandenen Atrophie.

Zur Deutung dieser Erscheinungen könnte man an irgendeine Schädlichkeit denken, welche von dem Orte der Durchschneidung aufwärts bis zur Ganglienzelle stiege. Von diesem Gesichtspunkte aus lassen sich wohl die Veränderungen bei dieser Ganglienzelle an und für sich, aber kaum diejenigen erklären, welche nach Durchschneidung eines zentripetalen Nerven in den Zellen der Clarkeschen Säulen und der Vorderhörner auftreten. — Viel wahrscheinlicher ist daher die von mehreren Autoren vertretene Auffassung, daß die einzelnen, miteinander verbundenen Nervenelemente, wegen der von ihnen vermittelten Erregungsvorgänge, einen nutritiven Einfluß aufeinander ausüben, und daß

der Wegfall dieser Erregungen eine Atrophie usw. zur Folge hat. Wenn genügend viele hintere Wurzelfasern durchschnitten werden, so hört die durch die entsprechenden Nerven den Zellen der Clarkeschen Säulen normal zugeführte Reizung auf, und sie atrophieren. Aus demselben Gesichtspunkte erklärt sich die gleichzeitige Atrophie der motorischen Zellen der Vorderhörner, insbesondere wenn noch die von den oberen Teilen des zentralen Nervensystems kommenden Erregungen durch halbseitige Durchschneidung des Rückenmarkes zum großen Teil ausgeschaltet worden sind. Bei Amputationen kommt außerdem noch der Umstand in Betracht, daß das Individuum keine Veranlassung dazu hat, den motorischen Ganglienzellen der verlorenen Extremität irgendwelche Impulse abzugeben.

Eine Ausnahme vom Wallerschen Gesetz hat man darin gesehen, daß man nach Durchschneidung einer hinteren Wurzel zwischen Rückenmark und Ganglion in dem peripheren Stumpf einige wenige degenerierte Fasern antrifft, während im zentralen, mit dem Rückenmark zusammenhängenden Stumpf einige Fasern vorkommen, welche der Degeneration entgangen sind (Joseph). Diese Fasern würden zentrifugale Fasern darstellen, welche in die hinteren Wurzeln austreten und Zellen im Rückenmark selbst entstammen. Gegen diese Angaben ist indes Sherrington mit der größten Bestimmtheit aufgetreten. Nach seinen Untersuchungen, welche sich auf ein großes Material erstrecken, gelten sie allerdings für die niederen Wirbeltiere, bei den Säugetieren (Affe, Hund, Katze) findet aber vom Wallerschen Gesetz keine solche Ausnahme wie die soeben erwähnte statt; unter den in den hinteren Wurzeln enthaltenen Fasern hat keine einzige ihren Ursprung in Zellen des Rückenmarkes, sondern alle diese Fasern stellen Ausläufer von Zellen dar, die außerhalb des Rückenmarkes liegen (vgl. II, S. 318).

Die nutritive Wirkung der Ganglienzellen erstreckt sich endlich auch auf die von den entsprechenden Nerven versorgten peripheren Gewebe, denn der normale Ernährungszustand zahlreicher Organe ist, wie eine alte Erfahrung ergeben hat, davon abhängig, daß sie durch ihre Nerven mit dem zentralen Nervensystem in ununterbrochenem Zusammenhang stehen. Wie wir schon gesehen haben, entartet der Skelettmuskel, wenn sein motorischer Nerv durchschnitten wird. Die Submaxillarisdrüse nimmt nach Durchschneidung ihres zerebralen Absonderungsnerven ununterbrochen an Größe ab, und dabei geht auch die eigentliche Drüsensubstanz zugrunde.

Soweit sich unsere Erfahrung bis jetzt erstreckt, bekommt die Muskelsubstanz nur eine einzige Art von zentrifugalen Nerven. Die soeben erwähnten Tatsachen lehren uns also, daß dieselben Nerven, welche die dissimilatorische Tätigkeit des Muskels hervorrufen, zu gleicher Zeit dessen normale Beschaffenheit in irgendeiner, uns bisher gänzlich unbekannten Weise unterhalten (vgl. I, S. 32; II, S. 54), und dieselbe Deutung wird wohl auch für die Erscheinungen derselben Art bei anderen Organen bis auf weiteres wenigstens gültig sein.

Nach Sherrington können sich verschiedene Muskeln nach Durchschneidung ihrer Nerven sehr verschieden verhalten. Bei den roten Muskeln tritt die Veränderung viel langsamer ein als bei den weißen (vgl. I, S. 9); die äußeren Augenmuskeln beim Affen boten 60 Tage nach der Durchschneidung ihrer Nerven nur sehr geringe Veränderungen dar.

Auch die zentripetalen Nerven üben auf ihre peripheren Endorgane einen derartigen nutritiven Einfluß aus, wie daraus

hervorzugehen scheint, daß z. B. die Geschmacksknospen in der Zunge nach Durchschneidung des N. glossopharyngeus degenerieren.

Die Ganglienzellen stellen also das nutritive oder trophische Zentrum der von ihnen ausgehenden Nervenfasern sowie der von den letzteren versorgten zentralen oder peripheren Endorgane (vgl. II, S. 3) dar.

Auf der anderen Seite ist zu bemerken, daß das Herz nach vollständiger Durchtrennung aller Herznerven keine degenerativen Veränderungen zeigt, und daß die übrigen Eingeweide der Brust- und der Bauchhöhle nach totaler Zerstörung des Rückenmarkes vom Anfang des Brustteiles an nebst doppelseitiger Durchschneidung der Vagi ebensowenig leiden (Friedenthal). Hieraus folgt, daß die betreffenden Organe hinsichtlich ihrer Ernährung vom zentralen Nervensystem unabhängig sind, gleichwie sie ihre Leistungen wesentlich unabhängig von ihm ausführen. Ob dies dem Einfluß der peripheren Ganglienzellen oder der von diesen Organen an und für sich geleisteten Arbeit zu verdanken ist, läßt sich zurzeit nicht entscheiden.

Zur theoretischen Deutung verschiedener Degenerationserscheinungen hat man vielfach geglaubt, besondere Nerven und Ganglienzellen annehmen zu müssen, welche ausschließlich die Aufgabe hätten, den normalen Ernährungszustand der Organe und Gewebe zu unterhalten. Man bezeichnete diese hypothetischen Nerven als trophische Nerven.

Die Frage nach der Existenz solcher Nerven kann wohl noch nicht als ganz erledigt aufgefaßt werden; die Resultate der hierhergehörigen experimentellen Untersuchungen sprechen indes ziemlich einstimmig dagegen.

Sehr lehrreich sind in dieser Hinsicht die Beobachtungen über die Entzündung der Hornhaut nach Durchschneidung des N. trigeminus und über die Lungenentzündung nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung.

Was erstere betrifft so ist zu bemerken, daß die Hornhaut nach Durchschneidung des N. trigeminus empfindungslos wird; alle äußeren Schädlichkeiten, welche unter normalen Verhältnissen entweder durch reflektorische oder willkürliche, unter dem Einfluß der sensiblen Nerven ausgelöste Bewegungen der Augenlider entfernt werden, machen sich nun unbedingt geltend: die Entzündung ist also nicht die Folge des Ausfalles irgendeines trophischen Nerven, sondern stellt das Resultat der Empfindungslosigkeit der Hornhaut dar, was am besten dadurch nachgewiesen wird, daß die Entzündung ganz und gar ausbleibt, wenn das Ohr zum Schutz des Auges vor dasselbe genäht wird (Snellen).

Auch die nach doppelseitiger Durchschneidung des Vagus am Halse auftretende Lungenentzündung (Vaguspneumonie) läßt sich ohne die Annahme vom trophischen Nerven erklären. Wegen der Durchschneidung der Vagi wird der Oesophagus gelähmt, es bleiben die geschluckten Speisen in ihm stecken, sie werden daher äußerst leicht in die Lungen eingesogen und rufen dann die erwähnte Lungenentzündung hervor. Die Richtigkeit dieser Deutung folgt auch daraus, daß Tiere mit einer Oesophagusfistel am Halse (vgl. I, S. 351) die doppelseitige Vagusdurchschneidung vertragen, ohne irgendwelche Lungenentzündung zu bekommen (Pawlow). Durch die Fistel ist hier der Gefahr des Eindringens von Speiseresten in die Lungen vorgebeugt.

Andere Erscheinungen, welche als experimentelle Beweise für die Existenz von speziellen trophischen Nerven angeführt worden sind, stellen nur rein vasomotorische Wirkungen dar.

Endlich sind noch einige hierhergehörige klinische Erfahrungen zu erwähnen.

Bei verschiedenen Rückenmarkskrankheiten (Myelitis, Verletzung oder Kompression des Rückenmarkes usw.) tritt als frühes Symptom ein akuter Decubitus auf. Hauptsächlich an solchen Stellen, an welchen sich der Körper anlehnt, also vor allem in der Kreuzbeinregion, rötet sich die Haut, es entstehen daselbst blasige, mit blutgefärbter Flüssigkeit gefüllte Abhebungen der Epidermis; diese platzen und hinterlassen einen blutig infiltrierten, mißfarbigen Grund, der nekrotisiert; das Geschwür wird immer breiter und dringt immer mehr in die Tiefe usw.

Es liegt ja sehr nahe, diese Ernährungsstörungen als die Folge von dem Wegfall irgendeines trophischen Einflusses zu deuten. Dagegen spricht aber zu einem gewissen Grade schon der Umstand, daß der Decubitus nur an solchen Stellen erscheint, welche einem dauernden Druck ausgesetzt sind, und noch stärker die Tatsache, daß es durch eine sorgfältige Pflege gelingt, diese Geschwüre, trotz der immer noch stattfindenden Myelitis, zu heilen. Der akute Decubitus tritt also nicht mit derselben Notwendigkeit ein, als die Degeneration des Muskels nach Durchschneidung des zugehörigen Nerven. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist er von einer durch die Krankheit bedingten herabgesetzten Vitalität der Haut usw. verursacht, welche bewirkt, daß äußere Schädlichkeiten leichter als sonst einen deletären Einfluß ausüben und also den entzündungserregenden Bakterien Zutritt gewähren.

b. Die physiologischen Reize der Ganglienzelle.

Unter normalen Verhältnissen werden die Ganglienzellen auf folgende Weise in Tätigkeit versetzt.

1. Durch äußere Reize, welche die peripheren Endorgane zentripetaler Nerven treffen. Da die zentripetalen Nerven immer mit einer Ganglienzelle zusammenhängen, ist es selbstverständlich, daß diese bei jeder Reizung eines zentripetalen Nerven ihrerseits erregt werden kann. Bei Reizung der zentripetalen Rückenmarksnerven werden also die Zellen der Spinalganglien erregt; und dementsprechend treten bei Reizung der peripheren Organe der höheren Sinnesnerven die mit diesen verbundenen Ganglienzellen in Tätigkeit (vgl. z. B. die Netzhaut).

2. Durch die Einwirkung von anderen Ganglienzellen. Diese Art der Reizung ist außerordentlich gewöhnlich, denn hierher gehört ja jede Überführung der Reizung durch längere oder kürzere Strecken des Nervensystems, insofern diese nicht ausschließlich durch eine ununterbrochene Nervenfaser stattfindet. Als Beispiele davon brauchen wir nur an die Art und Weise zu denken, in welcher die zentripetalen Erregungen endlich bis zu den höchsten Nervenzentren übertragen werden, oder wie die zentrifugalen Ganglienzellen in den Vorderhörnern von den Ganglienzellen der Großhirnrinde unter Vermittlung der langen kortiko-spinalen Bahnen erregt werden.

Hierbei findet zwischen Ganglienzellen verschiedener Art folgende sehr bemerkenswerte Differenz statt. Gleichwie in peripheren Nerven treten auch im Rückenmark Aktionsströme auf, z. B. wenn es durch Reizung einer hinteren Wurzel erregt wird. Bei Reizung einer vorderen Wurzel erscheint aber kein Aktionsstrom im Rückenmark: d. h. die durch diese Reizung ausgelöste Erregung kann sich von der

motorischen Ganglienzelle nicht weiter in das Rückenmark verbreiten. Dagegen scheint die Erregung vom Rückenmark aus auf die zentripetalen Nerven übertragen zu werden. Dafür spricht unter anderem die Tatsache, daß man in den hinteren Wurzeln Aktionsströme nachweisen kann, wenn durch Strychninvergiftung eine starke Erregung des Rückenmarkes ausgelöst wird (Gotch und Horsley).

3. Einen wichtigen Fall von Reizübertragung im zentralen Nervensystem stellt der Reflexvorgang dar. Derselbe war schon Descartes (1649) bekannt und wurde später durch die Arbeiten Prochaskas und Marshall Halls wesentlich aufgeklärt. Als Reflex bezeichnen wir denjenigen Akt, wo ein zentripetaler Nerv unter Mitwirkung des zentralen Nervensystems einen zentrifugalen Nerv in Tätigkeit versetzt, ohne daß der Wille und das Bewußtsein dabei beteiligt sind.

4. Durch die Einwirkung des Blutes und der Gewebsflüssigkeit (die automatische Reizung). Zahlreiche Ganglienzellen werden in einem großen Umfange von dem Blute und der Gewebsflüssigkeit beeinflußt und durch diese in eine mehr oder minder intensive Tätigkeit versetzt. Im Blut und in der Gewebsflüssigkeit finden sich immer Zersetzungsprodukte und Produkte „innerer Sekretion“ (vgl. I, S. 500 ff.), welche die betreffende Reizung auslösen.

5. Durch die Einwirkung des Willens. Wenn wir durch unseren Willen eine Muskelbewegung hervorrufen wollen, so werden dabei gewisse Ganglienzellen im Gehirn erregt: der Wille kann also in irgendeiner Weise die Ganglienzellen beeinflussen, oder richtiger ausgedrückt, bei denjenigen Vorgängen in unserem Gehirn, welche das Korrelat unserer bewußten Willenstätigkeit darstellen, sind gewisse Ganglienzellen tätig. In welcher Weise dies stattfindet, darüber können wir nichts aussagen.

Man könnte sich vorstellen, daß auch diejenigen Bewegungen, welche unter dem Einfluß des Willens stattfinden, nichts anderes als eine Art von Reflexen darstellen, und in der Tat kann man sich ja vielfach durch Selbstbeobachtung davon überzeugen, daß eine sogen. willkürliche Bewegung durch die Einwirkung eines äußeren Reizes hervorgerufen wird, obwohl dieser Reiz zu gleicher Zeit eine bewußte Empfindung auslöst. Es ist aber ganz und gar unmöglich, die gesamte Willenstätigkeit von diesem Gesichtspunkt aus zu deuten, und hier, wie in bezug auf die Frage nach dem Entstehen der bewußten Empfindungen, muß die Physiologie auf eine Antwort verzichten.

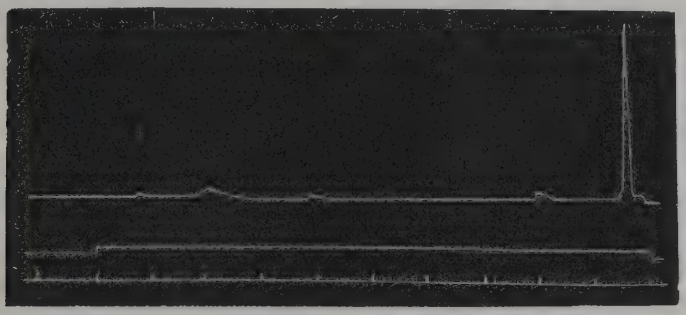
c. Die Reaktionsweise der Ganglienzelle bei Reizung.

Bei direkter oder von anderen Nervenbahnen aus ihr zugeführter Reizung zeigt die Ganglienzelle verschiedene charakteristische Eigentümlichkeiten. Unter diesen steht in erster Linie die, daß sie durch eine frequente Reizung besonders leicht erregt wird, was bezeugt, daß die Ganglienzelle in hohem Grade die Eigenschaft der Reizsummation besitzt.

Bei Reizung eines zentripetalen Nerven mit schnell nacheinander wiederholten Induktionsströmen begegnet es keinerlei Schwierigkeit, Reflexe auszulösen, und zwar

treten reflektorische Muskelzuckungen um so schneller hervor, je stärker die Ströme bei gleicher Frequenz sind, bzw. je größer ihre Frequenz bei gleicher Intensität ist. Man könnte sich denken, daß letztere Erscheinung davon bedingt sei, daß bei dem schnelleren Rhythmus innerhalb der kürzeren Latenzdauer ebensoviel Reizungen stattfänden, wie bei dem langsameren Rhythmus mit der längeren Latenzdauer. Dies ist aber keineswegs immer der Fall, denn die absolute Zahl der Reizungen bis zum Ende der Latenzdauer kann bei dem langsamen Rhythmus größer als bei dem schnellen sein. Bei einer genügend großen Frequenz ist die Latenzdauer innerhalb weiter Grenzen von der Stärke der Reizung unabhängig (Stirling).

Die Eigenschaft der Summation tritt ferner auch darin zutage, daß an und für sich unwirksame Reize eines zentripetalen Nerven, wenn sie genügend frequent sind, Reflexe hervorrufen können. In derselben Richtung sprechen die von Sanders-Ezn bei chemischer und von Stirling bei elektrischer Reizung am Frosche beobachteten vorläufigen Reflexe: zuerst erscheinen (Fig. 159) einige kleine Zuckungen mit kurzer Latenzdauer, und plötzlich tritt dann nach einer langen Latenzdauer eine sehr starke Kontraktion auf. Jetzt ist der Reflexmechanismus momentan erschöpft: das



Figur 159. Reflexbewegung eines Froschschenkels bei elektrischer Reizung, nach Stirling. Von links nach rechts zu lesen. Die Erhebung der mittleren Linie gibt die Dauer der Reizung an. Auf der unteren Linie sind Sekunden markiert.

Präparat bleibt, trotz fortgesetzter Reizung, einige Sekunden in Ruhe, oder macht nur schwache Zuckungen; dann erscheint aufs neue eine starke Kontraktion usw. Dasselbe fand auch Lombard bei dauernder thermischer Reizung.

Berechnet man die Fortpflanzungszeit der Erregung in den bei einem motorischen Reflex beteiligten zentripetalen und zentrifugalen Nerven und addiert dazu noch die Latenzdauer der Muskelzuckung, so ist die Summe kleiner, als die direkt bestimmte Latenzdauer des betreffenden Reflexes. Der Rest, die reduzierte Reflexzeit, stellt die Dauer der im zentralen Nervensystem stattgefundenen Vorgänge dar und beträgt z. B. beim abgekühlten Frosch bei der Kontraktion der Muskeln an der gereizten Seite 0.012—0.022 Sek. und an der entgegengesetzten etwa das doppelte (Buchanan), sowie bei der Katze bei der durch Hautreizung hervorgerufenen Kontraktion der Flexoren des gleichseitigen Beines etwa 0.004 Sek. (Jolly). Diese Zeit ist an und für sich viel zu groß, um als Ausdruck der Erregungsfortpflanzung in den zentralen Leitungsbahnen gelten zu können, und zeigt also, daß die Ganglienzellen selber auf eine Reizung verhältnismäßig langsam reagieren. Daß hierbei große Variationen stattfinden, geht aus dem soeben Angeführten ohne weiteres hervor.

Unter Umständen scheint eine einmalige Reizung die Ganglienzelle in eine lange andauernde Tätigkeit zu versetzen, wie z. B. wenn man eine sehr feine Nadel in das Rückenmark oder ins Gehirn in der Weise einführt, daß sie die graue Substanz trifft. In dieser Weise wird vom Rückenmarke des Frosches ein Tetanus in den Muskeln hervorgerufen; hierher gehört auch die Steigerung der Wärmebildung im Körper nach dem Wärmestich (vgl. I, S. 580), die künstliche Zuckerharnruhr, nach dem Diabetesstich (I, S. 518) und viele andere ähnliche Erscheinungen. Diese Versuche sind indessen nicht eindeutig, denn es ist sehr gut möglich, daß die betreffende Reizung nicht an und für sich, sondern wesentlich durch partielle Beschädigung der Ganglienzelle ihre lange andauernde Wirkung hervorruft. Ein vollgültiger Beweis für die Fähigkeit der Ganglienzelle, nach einer einmaligen Reizung in eine verhältnismäßig lange Tätigkeit zu treten, liegt aber darin, daß ein einzelner Öffnungsinduktionsschlag beim strychninvergifteten Frosche einen durchschnittlich 7 Sekunden lang dauernden, unvollständigen Tetanus hervorrufen kann (Henkel).

Am unvergifteten Tiere zeigen sich aber die Ganglienzellen für einzelne Induktionsströme in der Regel nur sehr wenig empfindlich, und in vielen Fällen erzielt man selbst bei starken Strömen nur eine schwache Wirkung. Die Doppelreizung mit einem Schließungs- und einem Öffnungsinduktionsschlag ist viel wirksamer, und unter Umständen können auch einzelne Induktionsströme als kräftige Reflexreize wirken, wie z. B. beim abgekühlten Froschrückenmark (Biedermann).

Für die bei Schließung und Öffnung eines konstanten Stromes entstehende Reizung sind die Ganglienzellen viel empfindlicher als für die Induktionsströme.

Bei zunehmender Stärke des Reizes nimmt die Erregung der Ganglienzellen, so wie sie aus der Größe des auftretenden Reflexes beurteilt werden kann, in vielen Fällen wenigstens zu, wie sich z. B. der Sphincter pupillae um so mehr kontrahiert, je stärker das auf die Netzhaut fallende Licht ist.

Nach Ende der Reizung hört die Erregung der Ganglienzelle nicht sogleich auf, vielmehr beobachtet man immer eine länger oder kürzer dauernde Nachwirkung, die um so stärker ist und um so länger dauert, je intensiver die Reizung gewesen ist.

Zuweilen wird die Ganglienzelle, wie in dem oben nach Stirling angeführten Beispiel, nach einer intensiveren Tätigkeit gewissermaßen erschöpft und braucht eine gewisse Zeit, um sich wieder zu erholen. Es ist selbstverständlich, daß ihre Ausdauer je nach der Art und Stärke der Reizung sich wesentlich verschieden gestalten muß, und wir können auf Grund der alltäglichen Erfahrung bestimmt sagen, daß die Ausdauer der Ganglienzelle bei der normalen Reizung viel größer ist als die, welche bei unseren verhältnismäßig groben Reizungsversuchen nicht selten erscheint.

Wie die Nerven und Muskeln (vgl. I, S. 258; II, S. 23) besitzen auch die Ganglienzellen ein Refraktärstadium, wo ihre Erregbarkeit stark herabgesetzt oder ganz aufgehoben ist. Bei Reizung der motorischen Zone der Großhirnrinde beobachteten Richet und A. Broca, daß eine zweite Reizung unwirksam war, wenn sie früher als 0.1 Sekunde nach der ersten folgte. Der reflektorische Lidschlag nach optischer Reizung tritt nicht hervor, wenn der zweite Reiz in einem kürzeren Zeitraum als 0.5—1 Sekunde nach dem ersten stattfindet (Zwaardemaker). Der durch Reizung des N. laryngeus sup. ausgelöste Schluckreflex hat ein Refraktärstadium von etwa 0.6 Sekunde (Langendorff). Bei einem von Sherrington studierten Reflex (dem Kratzreflex) an der hinteren Extremität des Hundes war der Rhythmus der Kontraktionen 4.8 pro Sekunde, auch wenn der der Reizung viel schneller war; also muß auch hier eine refraktäre Periode vorhanden gewesen sein. Nach Baglioni beträgt das refraktäre Stadium der sensiblen Elemente des Rückenmarkes beim unvergifteten Frosch etwa

0.25—0.5 Sekunde. Aus diesem Verhalten ließe sich die Unfähigkeit des normalen Rückenmarkes erklären, wirkliche Tetani auf reflektorischem Wege zu vermitteln, wie ja überhaupt die rhythmischen, verhältnismäßig langsam verlaufenden Reflexe, dank der refraktären Periode, unabhängig von der Frequenz der auslösenden Reizung werden (LANGENDORFF).

Betreffend die Zahl der von den Ganglienzellen in der Zeiteinheit abgegebenen Impulse haben wir schon an der Hand der Analyse der willkürlichen Muskelkontraktion gefunden, daß diese eine ziemlich große ist (vgl. II, S. 29). Dasselbe folgt auch aus GARTENS Ermittlungen über den Rhythmus bei der Riesenganglienzelle, welche die Erregung des elektrischen Organs beim Zitterwels auslöst: bei 32° C. betrug nämlich das Intervall zwischen den einzelnen Impulsen 0.0015, bei 22° C. 0.003 und bei 12° C. 0.010 Sekunde, also einer Frequenz von 666, 333 und 100 pro Sekunde entsprechend. Die Entladung der Ganglienzelle wurde hier durch eine einzelne mechanische Reizung der Kopfhaut hervorgerufen, und die Frequenz der einzelnen Impulse ist also von dem Rhythmus des Reizes vollständig unabhängig. Auch andere Erfahrungen scheinen dafür zu sprechen, daß die Ganglienzellen die ihnen zugeführte Reizung in der Regel in einen für sie charakteristischen Rhythmus umwandeln.

Andererseits können den Ganglienzellen auch künstliche Rhythmen aufgezwungen werden; beim normalen Frosch läßt sich sowohl reflektorisch als durch direkte Reizung des Rückenmarkes ein den Reizen glatt folgender Tetanus bis zu einer Frequenz von 100 pro Sekunde erzielen (P. HOFFMANN).

Bei Reizung der Großhirnrinde des Hundes mit etwa 20 Reizen pro Sekunde kann die Zahl der Aktionsströme in den kontrahierten Muskeln dementsprechend niedrig sein; in der Regel ist sie aber größer und steigt bis auf etwa 60 in der Sekunde. Wenn die Reizfrequenz größer als 60 ist, scheint sich beim Muskel dennoch eine Tendenz vorzufinden, die Aktionsströme im Rhythmus von etwa 60 pro Sekunde abzugeben (P. HOFFMANN). Dies stellt indessen nicht die obere Grenze der Frequenz der Aktionsströme bei künstlicher Reizung der Ganglienzellen der Säugetiere dar, denn aus den Ermittlungen STERNS über den Muskelton bei Reizung verschiedener Teile des Nervensystems mit Induktionsströmen verschiedener Frequenz geht hervor, daß das Rückenmark dazu gebracht werden kann, Impulse im Rhythmus von sogar 230 Reizen pro Sekunde abzugeben.

d. Die Abhängigkeit der Ganglienzelle von der Blutzufuhr und von Giften.

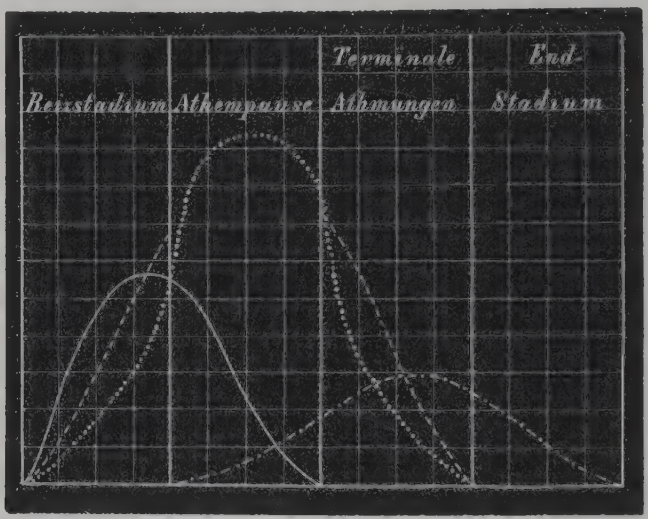
Die Tätigkeit der Ganglienzellen im Körper ist eine sehr intensive, und dieselben haben daher eine ziemlich reichliche Blutzufuhr nötig, ja die großen Ganglienzellen des Vagus und des Trigeminus bei Lophius piscatorius haben zu ihrer Ernährung eigene kleine Kapillarschlingen, welche in sie hineindringen (FRITSCH). Auch hat E. HOLMGREN bei vielerlei Ganglienzellen feine Spalten nachgewiesen, durch welche das Innere der Zellen mit den umgebenden Lymphräumen in Verbindung steht.

Wenn die Blutzufuhr nach dem Gehirn durch doppelseitige Kompression der Carotiden erheblich herabgesetzt wird, so tritt, in vielen Fällen

wenigstens, fast sogleich Bewußtlosigkeit ein, weil die Ganglienzellen dabei leistungsunfähig werden.

Daß auch die Ganglienzellen im Rückenmark sehr bald bei Blutmangel leiden, lehrt uns der sogen. Stensonsche Versuch; nach Verschluß der Bauchaorta werden die hinteren Extremitäten binnen kurzem gelähmt, was nicht von dem Blutmangel in ihnen, sondern von dem im Rückenmark bedingt ist.

Fredericq hat die hierbei hervortretenden Erscheinungen näher untersucht und dabei folgendes gefunden (Hund). Etwa 15—20 Sekunden nach Beginn der Absperrung fängt eine bald vorübergehende motorische Exzitation an, und schon nach 30—40 Sekunden ist die motorische Lähmung vollständig; zu dieser Zeit ist die Sensibilität des



Figur 160. Die relative Ausdauer einiger Zentren bei der Erstickung. Schema nach Landergren. ——— Das bulbäre Gefäßzentrum. ····· Das Zentrum des Herzvagus. - - - - - - Das Atmungszentrum. - · - · - Die spinalen Gefäßzentren.

Hinterkörpers ganz intakt; nach $1^1/_2$ Minuten stellt sich sogar eine Hyperästhesie ein, und die Anästhesie ist erst nach 3 Minuten vollständig. Wenn jetzt der Verschluß der Aorta gelüftet wird, so stellt sich die Sensibilität nach 5—10 Minuten wieder ein, die Motilität kommt etwas später zurück.

Wenn der Verschluß zu lange andauert, tritt keine Retablierung mehr ein.

Aus diesen wie aus anderen, von Bethe mitgeteilten Erfahrungen geht hervor, teils daß die Erregbarkeit der nervösen Zentren bei der Anämie (Sauerstoffmangel) zuerst ansteigt und dann herabsinkt, teils daß dabei verschiedene Ganglienzellen hinsichtlich ihrer Widerstandskraft eine wesentliche Verschiedenheit darbieten.

Auch anderweitige Erfahrungen bezeugen, daß die Ausdauer verschiedener Ganglienzellen im zentralen Nervensystem bei Sauerstoffmangel bzw. Erstickung sehr verschieden ist. Die hierbei auftretenden Erscheinungen lassen sich durch das Schema (Fig. 160) versinnlichen. Dasselbe stellt nach

Landergren die relative Erregbarkeit und Ausdauer folgender Zentren bei den verschiedenen Phasen der Erstickung dar: das bulbäre Gefäßzentrum, das Zentrum des Herzvagus, das Atmungszentrum und das spinale Gefäßzentrum (vgl. I, S. 335). Das bulbäre Gefäßzentrum tritt zuerst in gesteigerte Tätigkeit und hat die geringste Ausdauer. Wenn dieses Zentrum beginnt, seine Tätigkeit einzustellen, hat das Zentrum des Herzvagus das Maximum seiner Erregung erreicht. Der Erregungsverlauf des Atmungszentrums kann wegen der eingeschalteten Atempause nicht vollständig dargestellt werden, scheint aber wesentlich mit dem des Herzvaguszentrums übereinzustimmen. Die spinalen Gefäßzentren werden erst spät erregt, sind aber noch zu einer Zeit tätig, wo die übrigen Zentren schon ihre Tätigkeit eingestellt haben.

In diesem Zusammenhang ist noch zu erwähnen, daß die Erstickung auch die Rückenmarkszentren für die pilomotorischen Nerven (die Nerven der MM. arrectores pilorum) erregt, dagegen, wie es scheint, die im peripheren Verlauf dieser Nerven eingeschaltenen Ganglienzellen ganz unberührt läßt (Langley).

Nach einer etwa 15 Minuten dauernden vollständigen Absperrung der Blutzufuhr zum Gehirn können Säugetiere, obgleich wie es scheint nur in Ausnahmefällen, vollständig wiederhergestellt werden (Guthrie). Die Lebenszähigkeit einzelner Ganglienzellen scheint indessen viel größer zu sein; so erwähnt Guthrie, daß er die Wiederkehr von Atembewegungen bei Tieren beobachtet hat, denen die Gehirnarterien eine Stunde lang gebunden waren, und Schröder ist es gelungen, durch künstliche Zirkulation mit verdünntem Blute sympathische Ganglien etwa 80 Minuten nach dem Tode des Tieres wieder zu beleben.

Obgleich der Einfluß verschiedener Gifte auf das Nervensystem in diesem Lehrbuche nicht erörtert werden kann, ist es doch angezeigt, die Aufmerksamkeit darauf zu lenken, daß auch von dieser Seite her Erfahrungen vorliegen, laut welchen verschiedene Ganglienzellen verschiedene Eigenschaften besitzen, indem das eine Gift gewisse Ganglienzellen beeinflußt, das andere wiederum andere. Als Beispiel davon sei erwähnt, daß nach Baglioni die Karbolsäure in schwachen Lösungen erregbarkeitsteigernd auf die motorischen Mechanismen der Vorderhörner wirkt, während die sensiblen Mechanismen der Hinterhörner nicht wahrnehmbar affiziert werden. Auf der anderen Seite steigert das Strychnin die Erregbarkeit der sensiblen Mechanismen der Hinterhörner und läßt die motorischen der Vorderhörner unberührt. Dagegen wird Strychnin durch die motorischen Anteile des zentralen Nervensystems (Grau der vorderen Zentralwindung, Vorderhörner der grauen Substanz des Rückenmarkes) stärker entgiftet, als durch die sensorischen (Fissura calcarina, Hinterhörner der grauen Substanz des Rückenmarkes; Sano). — Im ersten Momente seiner Applikation erregt das Nikotin die motorischen Elemente des Kopfmarkes und des Rückenmarkes, sowie die Zellen der sympathischen Ganglien; auf die Zellen der Spinalganglien übt es keine Wirkung aus (Langley).

e. Morphologische Veränderungen bei der Ganglienzelle. Neubildung und Regeneration der Nerven.

In den letzten Jahren ist es, dank den großen Fortschritten der histologischen Technik, gelungen, mit gutem Erfolg die Struktur der Ganglienzellen näher zu studieren und man hat sogar gewisse Verschiedenheiten in bezug auf das mikroskopische Bild

der ruhenden und der arbeitenden bzw. ermüdeten Ganglienzelle auffinden können. Näheres darüber in den histologischen Lehrbüchern.

Von verschiedenen Seiten hat man nachweisen wollen, daß die Ganglienzellen oder wenigstens ihre Dendriten amöboïder Bewegungen fähig seien, und man hat auf solche Annahmen weitgehende physiologische und psychologische Hypothesen gebaut. Dem ist aber von anderen Seiten mit allem Recht ernstlich widersprochen worden. Nach den neueren Erfahrungen über die Neurofibrillen als leitendes Element des Nervensystems dürfte diese Auffassung jeden Grund verloren haben.

Eine Frage von sehr großer prinzipieller Bedeutung ist die, ob während des postembryonalen Lebens eine Neubildung von Ganglienzellen stattfinden kann. Durch Zählungen der motorischen Ganglienzellen im Rückenmark und der Nervenfasern in den vorderen Rückenmarkswurzeln bei verschieden großen Fröschen konnte sich Birge davon überzeugen, daß alle beide sich während des Lebens bilden oder ausbilden, indem eine nicht zu verkennende Proportionalität zwischen dem Körpergewicht und der Zahl der Ganglienzellen bzw. motorischen Nervenfasern stattfindet. Ein Frosch von $2^1/_2$ g Körpergewicht hatte 5984 motorische Nervenfasern, einer von $9^1/_2$ g 6481, einer von 23 g 7048 usw. bis auf einen Frosch von 111 g mit 11468 Nervenfasern. Im Mittel kommen auf 1 g Zunahme des Körpergewichtes nach den Ermittlungen Birges 52 motorische Nervenfasern.

Wie lange nach der Geburt eine solche Neubildung von Ganglienzellen stattfindet, darüber können wir nichts sagen; bei entzündlichen Prozessen im Gehirn hat man allerdings in der Umgebung der Ganglienzellen Kernteilungsfiguren gesehen, diese Tatsache lehrt uns aber nichts in bezug auf eine normale Vermehrung von Ganglienzellen bei dem erwachsenen Körper.

Ob sich die Ganglienzellen nach ausgebreiteten Zerstörungen von Nervengebieten bei den höheren Tieren regenerieren, ist eine Frage, die von den meisten Autoren verneint wird. Wir besitzen jedoch in der hierhergehörigen Literatur zwei Beobachtungen, laut denen eine solche Regeneration stattfinden sollte. Die eine (von Voit) bezieht sich auf die Regeneration der beiden Großhirnhemisphären bei einer Taube, die andere (von Vitzou) betrifft die Regeneration der Okzipitalloben bei einem Affen. Diese Resultate sind natürlich sehr wichtig und fordern kräftig zu Nachprüfungen auf.

Nach Durchschneidung des Rückenmarkes werden die Stümpfe nur durch eine bindegewebige Masse vereinigt und treten nie in nervöse Verbindung miteinander.

Daß sich durchschnittene periphere Nervenfasern wiederbilden, wenn nur die zugehörigen Ganglienzellen unversehrt sind, ist durch überaus zahlreiche Erfahrungen bewiesen worden. Dabei geht der periphere Stumpf des Nerven zugrunde, und vom zentralen Stumpf aus wachsen Nervenfasern in die periphere Bahn des durchschnittenen Nerven hinein, bis sie endlich die zugehörigen Endorgane erreichen. Dies gilt auch bei der kreuzweisen Verbindung zweier Nerven, *A* und *B*, indem hier die periphere Fortsetzung des Nerven *A* in die Bahn des Nerven *B* und die periphere Fortsetzung des Nerven *B* in die Bahn des Nerven *A* gelangt. Im allgemeinen stellt man sich vor, daß eine derartige Verbindung nur zwischen Nerven gleicher Funktion, d. h. zwischen je zwei zentrifugalen oder je zwei zentripetalen Nerven stattfinden kann, daß aber die Fortsetzungen eines zentripetalen Nerven nicht in die Bahn eines zentrifugalen, bzw. die Fortsetzungen eines zentrifugalen Nerven nicht in die Bahn eines zentripetalen hineinwachsen können. Nach Boeke ist dem indessen nicht so; im Gegenteil wachsen, wie aus der kreuzweisen Verbindung des Hypoglossus und

des Lingualis am Igel hervorgeht, zentrifugale Fasern in die periphere zentripetale Bahn ganz vorzüglich hinein; nur bleiben jene in dieser Bahn eingeschlossen und können daher keine Verbindung mit den Muskelfaserbündeln eingehen, weshalb die alleinige physiologische Prüfung des Erfolges nur negative Resultate ergibt.

Mehrere Autoren vertreten, wie oben bemerkt, die Ansicht, daß der Achsenzylinder keinen Fortsatz der Ganglienzelle darstellt, sondern aus besonderen, miteinander zusammengeschmolzenen Zellen gebildet wird. Als eine wichtige Stütze für diese Auffassung sind die Beobachtungen Bethes über die selbständige Regeneration durchschnittener Nervenfasern zu bezeichnen. Im peripheren Stumpf eines durchschnittenen Nerven entwickeln sich nämlich aus gewissen daselbst entstandenen, spindelförmigen, in longitudinaler Richtung verlaufenden Zellen markhaltige Nervenfasern, welche direkt erregbar sind, obgleich sie nicht mit dem zentralen Nervensystem in Verbindung stehen. Die von Langley an der Hand eigener Versuche gemachte Einwendung, daß die betreffenden Nervenfasern tatsächlich aus Nerven des umgebenden Gewebes in den peripheren Stumpf des durchschnittenen Nerven hineingewachsen wären und also doch den Ganglienzellen des Rückenmarkes entstammen, hat Bethe durch neue Versuche, wie es scheint, nicht ohne Erfolg widerlegt. Es darf indessen nicht unerwähnt bleiben, daß sich die meisten Autoren zurzeit nur abweisend gegen Bethes Lehre verhalten.

Auch Bethe selber macht in bezug auf die selbständige Regeneration der Nervenfasern die wichtige Beschränkung, daß sie nur bei ganz jungen Tieren stattfindet und daß bei älteren Tieren eine Wiederherstellung der nervösen Leitung allein unter Beteiligung des zentralen Stumpfes des durchschnittenen Nerven erfolgt. Diejenigen Zellelemente, welche bei jungen Tieren die selbständige Regeneration der Nervenfasern vermitteln, müssen daher allmählich an Bedeutung verloren haben und in eine nähere Abhängigkeit von den Ganglienzellen des Rückenmarkes getreten sein. Darin liegt indessen meines Erachtens kein Beweis dafür, daß die Achsenzylinder nur Ausläufer der Ganglienzellen darstellen, denn letztere können ja auf die synzytial untereinander verschmolzenen Zellen der Nervenfaser die gleiche nutritive Wirkung ausüben wie auf den quergestreiften Muskel, der doch ein ganz selbständiges Gebilde darstellt.

Über die Regeneration sympathischer Nerven hat vor allem Langley sehr wichtige Aufschlüsse mitgeteilt; aus mehreren Gründen empfiehlt es sich, diese im Zusammenhang mit der Darstellung der speziellen Physiologie dieser Nerven (Kap. XXV) zu besprechen.

§ 5. Die Reflexvorgänge.

a. Die Segmentierung im zentralen Nervensystem.

Die Anatomie der niederen Wirbeltiere (Petromyzon, Axolotl) zeigt uns, daß die Rückenmarkswurzeln in gewissen Abschnitten des Rückenmarkes wenigstens in einen beschränkten Raum eintreten, um im Rückenmark selbst pinselförmig auseinanderzufahren. Es liegt also hier eine deutliche Segmentierung des Rückenmarkes vor.

Auch bei den höheren Wirbeltieren kann das Rückenmark gewissermaßen als eine Reihe in der mannigfachsten Weise untereinander verbundener Segmente aufgefaßt werden. Jedes solche Segment besteht aus einem Paar

Nervenwurzeln mit dem zugehörigen Stück des Rückenmarkes und stellt an und für sich ein einfachstes Zentralorgan dar.

Wegen der mannigfachen kürzeren oder längeren Verbindungsbahnen, welche die einzelnen Segmente des Rückenmarkes untereinander und mit verschiedenen Teilen des Gehirns zusammenknüpfen und in der vielseitigsten Weise den Ablauf der in den Segmenten stattfindenden Erregung modifizieren, macht sich der Einfluß der Segmentierung beim normalen Körper nur in einem verhältnismäßig geringen Grade geltend. Daß er doch existiert, ist vor allem durch Sherringtons Untersuchungen über die bei Reizung einzelner hinterer Wurzeln beim Affen erscheinenden Reflexe nachgewiesen worden. Leider erlaubt es der Raum nicht, diese hier im Detail zu besprechen. Als konkretes Beispiel segmentaler Reflexe bei höheren Wirbeltieren mag das folgende genügen.

Goltz und Ewald isolierten an Hunden durch einen Schnitt ins untere Halsmark oder obere Brustmark das Rückenmark vom oberen Teil des Nervensystems und exstirpierten in einer zweiten Séance den hinteren Teil des noch vorhandenen Rückenmarkes. Es blieb also vom Brustmark nur der obere Teil übrig, und dieser war vom Halsmark usw. isoliert, bildete also gewissermaßen ein „Mitteltier".

Fährt man an einem solchen Tier mit der Hand über die Seitenfläche der Brust rechtsseits hin, so krümmt sich das Stück der Wirbelsäule, welches das isolierte Rückenmark enthält, stark nach rechts. Bei sehr sanfter Reizung der Seitenfläche der Brust sieht man bloß eine seitliche Verziehung der Haut eintreten, die durch den darunterliegenden Hautmuskel hervorgebracht wird. Nach Benetzung der Brust mit Wasser wird das „Mitteltier" von allgemeinem Zittern ergriffen usw.

b. Allgemeines über Reflexe.

Wie vor allem aus den Erscheinungen bei der Strychninvergiftung hervorgeht, können sich die bei Reizung eines zentripetalen Nerven ausgelösten Reflexe auf so gut wie sämtliche zentrifugale Nerven erstrecken. Im allgemeinen haben die Reflexe indessen eine weniger große Verbreitung, indem bei Reizung eines bestimmten zentripetalen Nerven in der Regel bestimmte zentrifugale Nerven in Tätigkeit treten, wodurch die sogen. geordneten Reflexe entstehen. So ruft die Berührung des Auges reflektorisch Lidschluß hervor; Reizung der Geschmacksnerven gibt Speichelabsonderung und auch Absonderung von Magensaft; die zentripetalen Nerven der Lungen beeinflussen reflektorisch die Atemmuskeln; die zentripetalen Herznerven wirken reflektorisch sowohl auf die zentrifugalen Herznerven als auf die Gefäßnerven ein; die Wärme- und Kältenerven bewirken reflektorisch Veränderungen in bezug auf die Schweißabsonderung und die Blutzufuhr nach der Haut usw.

Die Art und Weise, in welcher sich die reflektorischen Vorgänge unter verschiedenen Umständen ausbreiten, lassen sich besonders gut bei den Skelettmuskeln verfolgen, weil deren Tätigkeit in vielerlei Hinsicht ein zuverlässiges Zeichen der im zentralen Nervensystem stattfindenden Erregungen und Hemmungen abgibt.

Aus den hierhergehörigen, an Säugetieren gewonnenen Erfahrungen geht unter anderem hervor, daß der Reflex bei Reizung einer hinteren Wurzel am leichtesten auf die motorischen Fasern desselben Nervenpaares, sowie leichter auf näher liegende als auf ferner liegende vordere Wurzeln übergeht. Diese Übertragung kann nicht allein proximalwärts, sondern auch distalwärts stattfinden. Die Reizung des Vorderbeines vermag also eine reflektorische Kontraktion der Muskulatur des Hinterbeines der gleichen Seite hervorzurufen. Bei stärkerer Reizung breitet sich die Erregung auf den Schwanz, dann auf das gekreuzte Hinterbein und endlich auf das gekreuzte Vorderbein aus. Infolge der Reizung einer Hinterpfote treten die Reflexe, bei zunehmender Reizstärke, in der Regel in folgender Reihenfolge auf: das gleichseitige Hinterbein, der Schwanz, das gekreuzte Hinterbein, das gleichseitige Vorderbein, das gekreuzte Vorderbein (Sherrington).

Bei Reizung eines zentripetalen Nerven der hinteren Extremität mit einer gewissen Reizstärke werden die Flexoren des gleichseitigen und die Extensoren des gekreuzten Hinterbeines erregt, während die Extensoren des gleichseitigen und die Flexoren des gekreuzten Hinterbeins gehemmt werden. Hier werden also die Flexoren der gleichen Seite und die Extensoren der gekreuzten viel leichter als die Strecker der gleichen Seite und die Beuger der gekreuzten angesprochen (Sherrington; vgl. unten S. 350).

Unter Umständen, wie bei schwacher Reizung und unter dem Einfluß des Strychnins, können aber umgekehrt die Extensoren der gleichen Seite und die Flexoren der gekreuzten in Tätigkeit treten, woraus folgt, daß die zentripetalen und zentrifugalen Mechanismen im zentralen Nervensyteme nicht in einer einläufigen, ein für allemal festgestellten Weise miteinander verbunden sind, sondern daß hier mehrere Möglichkeiten vorliegen (Sherrington, Brown). Dieser Satz wird noch durch mehrere unter verschiedenen Umständen hervortretende Abweichungen von der allgemeinen Regel sowie auch durch folgende Tatsache weiter erhärtet.

Wenn mehrfach aufeinander folgende, gleichartige und an demselben Orte angebrachte sensible Reize Bewegungen in einer größeren Zahl von Muskeln hervorrufen, so kann die Reihenfolge, nach welcher die einzelnen Muskeln ihre Verkürzung beginnen, ziemlich verschieden sein. Allerdings erscheint unter den möglichen Ordnungen eine vorzugsweise oft, doch ereignet es sich auch, daß statt der gewöhnlichen Reihenfolge *a*, *b*, *c* . . . irgendeine andere auftritt, indem der Muskel *b* sich früher als *a* oder später als *c* kontrahiert. Mit anderen Worten, die von denselben zentripetalen Nerven aus eingeleitete Erregung kann mit Umgehung aller übrigen motorischen Wurzeln jede ihr überhaupt zugängige erreichen, ohne daß der Reizung eines zweiten die eines ersten zentrifugalen Nerven vorausgehen muß, wenn auch einige Verbindungen bevorzugt sind, so daß die Erregung sie leichter als die übrigen durchsetzen kann (Lombard).

Wenn eine Muskelgruppe bei der reflektorischen Reizung gehemmt worden ist, wie dies bei den Streckern der gereizten Seite und bei den Beugern der gekreuzten in der Regel zutrifft, so zieht sich diese Muskelgruppe nach Ende der Reizung zusammen; hierbei brauchen die zentripetalen Nerven der betreffenden Muskeln selber nicht notwendig beteiligt zu sein. Der Reflexvorgang kann also unter günstigen Umständen zweiphasisch sein, nämlich während der Reizung: Beugung auf der gereizten Seite und Streckung auf der gekreuzten, und nach der Reizung: Streckung auf der gereizten Seite und Beugung auf der gekreuzten (Sherrington, Brown).

Die reflektorisch hervorgerufene Muskelbewegung kann ihrerseits durch die dabei hervorgerufenen Lageveränderungen der Extremität verschiedene zentripetale Nerven erregen und also in der einen oder anderen Richtung auf die Gestaltung des Reflexes einwirken, bzw. einen neuen Reflex auslösen.

Auch stellt sich ein und derselbe Reflex je nach den stattfindenden Umständen in etwas modifizierter Form dar. So z. B. der Kratzreflex, d. h. Kratzbewegungen mit dem Hinterbein, wenn die homonyme Seite des Rumpfes bei einem Hunde mit durchschnittenem Halsmarke gereizt wird. Je nachdem der Reflex von dem einen oder anderen Punkte innerhalb des betreffenden Hautbezirkes ausgelöst wird, wird die Pfote nach etwas verschiedenen Punkten geführt. Dieser Reflex stellt also eigentlich eine Gruppe von Reflexen dar, die alle einander mehr oder weniger ähnlich sind (SHERRINGTON).

Endlich kann die Erscheinungsweise der Reflexe auch von der Lage der betreffenden Körperteile wesentlich beeinflußt werden. Wenn ein großhirnloser Frosch auf dem Bauch liegt, ruft, wie SANDERS-EZN zuerst nachgewiesen hat, die Reizung der äußeren Seite des Knies Flexion in allen Gelenken dieser Seite, Extension in denjenigen der gekreuzten hervor. Wird das Tier aber in der Luft aufgehängt, so erscheint bei derselben Reizung nur Flexion der gereizten Seite. Ein auf dem Bauch liegender Frosch macht bei Reizung der Zehenspitze eine kräftige Beugung des Beines, die sodann, wenn auch selten, in Extension übergeht. In der Rückenlage tritt bei der Reizung der Zehenspitze eine Extension des gekreuzten Beines leichter als bei der Bauchlage hervor usw.

Nähere Aufschlüsse über diesen Gegenstand haben Untersuchungen an Hunden, denen das Rückenmark am VIII. oder XII. Brustwirbel durchschnitten war, ergeben. Ein Schlag auf die Patellarsehne (vgl. unten S. 351) ruft am gekreuzten Bein, wenn dies im Hüft-, Knie- und Fußgelenk gebeugt ist, eine Streckung hervor; ist das gekreuzte Bein aber gestreckt, so bewirkt die gleiche Reizung eine Beugung desselben. Bei diesen Veränderungen der Reflexe ist die Stellung der Hüfte von größerem Einfluß als die des Knies, letztere ihrerseits wichtiger als die des Fußgelenkes (MAGNUS). — Aufwärtsdrücken der Zehen gibt bei gestrecktem Bein Beugung, bei gebeugtem in der Regel Streckung (SHERRINGTON) usw.

Bei einer in derselben Weise operierten Katze sind die reflektorisch hervorgerufenen Bewegungen des Schwanzes ganz regellos, wenn der Schwanz genau die Lage in der Fortsetzung der Mittellinie des Rückens einnimmt. Sowie der Schwanz aber nach der einen oder anderen Seite abgebogen wird, so schlägt er bei der Reflexreizung immer nach der entgegengesetzten Seite (MAGNUS).

Aus der näheren Analyse dieser Erscheinungen geht hervor, daß unter den hier in Betracht kommenden zentripetalen Nerven der Haut, der Gelenke und der Muskeln, die letzteren für das Resultat in erster Linie von Bedeutung sind (MAGNUS).

Diese Erfahrungen zeigen uns, wie die im zentralen Nervensystem sich kreuzenden Erregungsvorgänge in vielfacher Weise einander beeinflussen und also die schließlichen Resultate einer Reizung in der einen oder anderen Richtung verändern können. Ein weiteres Beispiel davon ist folgende, von WEDENSKI beschriebene Erscheinung.

Wenn ein sensibler Nerv dauernd gereizt wird, verliert er ziemlich bald sein Vermögen, irgendwelche sichtbaren reflektorischen Reaktionen hervorzurufen. Nichtsdestoweniger vermag er während immer fortdauernder Reizung noch stundenlang die Wirkung eines anderen von Zeit zu Zeit gereizten zentripetalen Nerven zu steigern, d. h. die unter dessen Einfluß ausgelösten Reflexe treten bei geringerer Stärke des Reizes als sonst auf, wenn die scheinbar wirkungslose Reizung des ersten Nerven ununterbrochen fortgesetzt wird.

c. Die physiologische Bedeutung der Reflexe.

Wie aus den oben mitgeteilten Beispielen von geordneten Reflexen, welche nur eine geringe Anzahl derartiger Reflexvorgänge darstellen, hervorgeht, dienen die Reflexe dazu, um in geeigneter Weise die

Verrichtungen in den verschiedenen Teilen des Körpers zu regulieren.

Daß diese vollständig maschinenmäßige Regulierung dem Körper außerordentlich nützlich ist, läßt sich leicht fassen, wenn wir uns nur daran erinnern, welche Bedeutung die als Beispiele oben angeführten Reflexe haben, und wie ohne dieselben große Störungen in bezug auf die Zusammenwirkung der Organe auftreten würden. Und wie wichtig ist es daher nicht auch, daß diese Regulierung unabhängig von unserem Bewußtsein und Willen stattfindet. Erst durch zahlreiche und mühsame Untersuchungen ist es gelungen, über die Reflexe eine allgemeine Übersicht zu erhalten, die aber der Forschung noch ein großes Feld offen läßt. Wenn nun alle diese regulatorischen Verrichtungen unter Mitwirkung unseres bewußten Willens ausgeführt werden müßten, wie könnten wir dieselben lernen, und wie sollte, bis wir soweit gekommen sind, die betreffende Regulierung stattfinden!

Die bisher besprochenen, regulierenden, ganz bestimmten Zwecken dienenden Reflexe sind von einer angeborenen Organisation unseres zentralen Nervensystems verursacht: unter den zahlreichen zentrifugalen Nerven, die von einem bestimmten zentripetalen Nerven beeinflußt werden können, finden sich einige, zu welchen die Reizung leichter als zu anderen übergeführt wird. Es liegt nahe anzunehmen, daß diese Verbindungen auch vom anatomischen Gesichtspunkte aus die einfacheren sind, daß möglicherweise die Verbindungsbahn kürzer als bei anderen Reflexen ist, oder etwas dergleichen.

Bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Absonderungsbedingungen gewisser Verdauungsdrüsen ist Pawlow auf einen Umstand aufmerksam geworden, welcher für die Auffassung von dem Mechanismus der Reflexe eine durchgreifende Bedeutung hat. Es ist dies der schon oben (I, S. 374, 379) erwähnte psychische Einfluß auf die Absonderung gewisser Verdauungsdrüsen. Wenn das Versuchstier keine Eßlust hat, so tritt bei Reizung der Mundhöhlenschleimhaut keine Absonderung von Magensaft zum Vorschein usw. Die Eßlust bewirkt also eine Umstimmung gewisser Teile des zentralen Nervensystems, welche eine unerläßliche Bedingung für die Erscheinung der reflektorischen Magensaftabsonderung darstellt. Ja, die Eßlust an sich, der Anblick des Futters kann, ohne daß dieses in die Mundhöhle aufgenommen wird, eine mehr oder minder reichliche Absonderung im Magen hervorrufen. Auch von anderen Körpergebieten gibt es eine Menge ähnlicher Erscheinungen, wie z. B. die Veränderungen der Herztätigkeit unter dem Einfluß psychischer Erregungen, die Schamröte, das Weinen, die von gewissen psychischen Zuständen bedingte unwillkürliche Harn- und Kotentleerung, das durch unangenehme Vorstellungen hervorgerufene Erbrechen, und vieles mehr. Die reflektorischen Vorgänge sind also vielfach mit psychischen Vorstellungen nahe verknüpft, ohne daß man darum sagen kann, daß sie unter dem unmittelbaren Einfluß des Willens stehen würden.

In einem gewissen Zusammenhang mit diesen Erscheinungen stehen die sogen. bedingten Reflexe, d. h. Reflexe, welche nur unter ganz be-

sonderen Umständen erscheinen. Wenn z. B. einem Hunde etwas zu fressen gegeben wird, so wird dadurch eine Speichelsekretion hervorgerufen, welche einen unbedingten Reflex darstellt. Läßt man nun aber bei jeder Fütterung des Tieres gleichzeitig oder einen Augenblick vorher einen bestimmten Ton, z. B. einen von 300 Schwingungen, tönen, so tritt nach einiger Zeit die Speichelsekretion auch dann auf, wenn dieser Ton allein abgegeben und kein Futter dem Tiere verabreicht wird. Dies ist ein bedingter Reflex.

Die bedingten Reflexe sind ziemlich flüchtiger Natur. Wird der betreffende Ton zu wiederholten Malen reproduziert, ohne daß das Tier dabei etwas zu fressen bekommt, so ist es bald nicht mehr möglich, den durch ihn ausgelösten Reflex hervorzurufen.

Wie Pawlow ausführt, bieten uns die bedingten Reflexe ein Mittel dar, um einer Menge sinnesphysiologischer und gehirnphysiologischer Fragen näher zu treten. Um bei dem soeben benutzten Beispiel stehen zu bleiben, kann man durch den bedingten Reflex die Hörfähigkeit und das Vermögen des Tieres, Töne verschiedener Höhe zu unterscheiden, genau verfolgen, indem man untersucht, ob der für einen gewissen Ton ausgearbeitete bedingte Reflex auch durch andere Töne ausgelöst wird. Auch kann man das Verhalten der bedingten Reflexe nach planmäßig angelegten Ausschaltungen innerhalb des zentralen Nervensystems untersuchen und dadurch die Bedeutung der verschiedenen Teile desselben für die Gehörempfindungen aufklären usw. Für die Tierpsychologie ist das Studium der bedingten Reflexe also sehr aussichtsvoll.

Unabhängig von diesen künstlich hervorgerufenen bedingten Reflexen werden im Verlauf des Lebens in großer Menge neue Reflexe ausgebildet, welche sich wesentlich, wenn auch nicht allein, auf solche Verrichtungen unseres Körpers beziehen, die von unserem Bewußtsein und Willen beeinflußt werden. Zum Beispiel das Stehen und das Gehen. Das kleine Kind hat zahlreiche Schwierigkeiten zu überwinden, bis es stehen und gehen kann. Während der ganzen Zeit des Lernens ist es gezwungen, die Haltung des Körpers aufmerksam zu kontrollieren, bis es ihm endlich gelungen ist, diejenigen Kombinationen von verschiedenen Muskeln auszubilden, die für die aufrechte Stellung und für das Gehen notwendig sind. Wenn es aber soweit gekommen ist, braucht das Kind nicht mehr daran zu denken, wie es stehen oder gehen soll, denn auf den Entschluß folgt unmittelbar die Ausführung. Indes erfordern alle beide Akte der Muskeltätigkeit, wie schon oben (Kap. XVIII) bemerkt ist, eine ununterbrochene Kontrolle. Diese Kontrolle dringt aber gar nicht oder äußerst schwach zum Bewußtsein: das Stehen und das Gehen, welche ursprünglich in sehr naher Abhängigkeit von unserem Bewußtsein und Willen standen, sind nunmehr wesentlich Reflexe geworden, die nur durch bewußte Willenstätigkeit eingeleitet werden.

Wenn man beim Gehen über einen Stein stolpert, so kann man in den bei weitem zahlreichsten Fällen durch eine äußerst zweckmäßige Bewegung den Körper vor dem Umfallen schützen. Die hierbei ausgeführten Bewegungen sind reine Reflexe, wie zur vollen Evidenz daraus hervorgeht, daß man die Gefahr apperzipiert, erst nachdem sie

vorüber ist. Sollten die betreffenden Bewegungen unter dem Einfluß des Willens ausgeführt werden, so würde der Körper mehr als genügend Zeit haben, umzufallen, bevor man die zur Verhütung des Unglücks nötigen Bewegungen ausgewählt hätte.

Wir können also sagen, daß die Reflexe noch dazu dienen, den Körper gegen verschiedene äußere Schädlichkeiten zu schützen.

Auch von dem Gesichtspunkte der Erziehung aus sind die Reflexe bedeutungsvoll. Eine gute Körperhaltung ist z. B. nichts anderes als das Resultat einer Menge ursprünglich unter dem Einfluß des Willens eingeübter Muskelwirkungen, welche endlich immer vollständiger den Charakter von Reflexen angenommen haben. Zu den Reflexen gehört auch wesentlich die Art und Weise, wie sich ein gut erzogener Mensch im Umgange mit anderen Menschen aufführt. Wenn auch hierbei vieles ganz konventionell ist, muß dieses doch eingeübt und gelernt werden, bis es endlich vielfach ganz reflektorisch stattfindet.

d. Die Hemmung von Reflexen.

Schon bei den einfachen Reflexen, die wir oben sub b besprochen haben, tritt gleichzeitig mit der Erregung gewisser Muskeln eine Hemmung bei deren Antagonisten auf, indem bei der Zusammenziehung der gleichseitigen Flexoren die Extensoren derselben Seite gehemmt werden, während die damit synchrone Tätigkeit der gekreuzten Extensoren von einer Hemmung der gekreuzten Flexoren begleitet wird. Dementsprechend begegnen wir nach Ende der Reizung als Begleiter der Kontraktion der vorher gehemmten Muskeln eine Hemmung der während der Reizung tätigen gleichseitigen Flexoren und gekreuzten Extensoren.

Dank dieser Hemmung wird die reflektorisch hervorgerufene Kontraktion gewisser Muskelgruppen nach Ende der Reizung sofort abgeschnitten und die sonst auftretende positive Nachwirkung (vgl. II, S. 326) bleibt nun aus.

Bei gleichzeitiger Reizung von zentripetalen Nerven an beiden hinteren Extremitäten werden beiderseits sowohl die Beuger als die Strecker in Tätigkeit versetzt und außerdem noch die soeben erwähnten Hemmungswirkungen ausgelöst. Die Folge davon ist unter Umständen eine Reihe von Flexions- und Extensionsbewegungen, die in einem gewissen Rhythmus miteinander abwechseln (Sherrington).

Die bei der Reizung zentripetaler Nerven auftretende reflektorische Hemmung ist in ganz derselben Weise wie die reflektorische Erregung von Stärke und Frequenz des Reizes abhängig und zeigt ihrerseits Ermüdungssymptome, welche denen bei der reflektorischen Erregung, wie es scheint, genau entsprechen (Sherrington).

An einem Tiere, dem das Großhirn exstirpiert wurde, erscheinen die Reflexe im allgemeinen viel regelmäßiger und beträchtlich leichter als sonst. Das Großhirn hat also das Vermögen, durch bewußte oder unbewußte Vorgänge Reflexe zu unterdrücken, die von den niederen Teilen des zentralen Nervensystems an und für sich regelmäßig ausgelöst werden. Daher und weil die Resultate einer Reflexreizung durch willkür-

liche Bewegungen völlig vereitelt werden können, ist es besonders beim Studium der motorischen Reflexe notwendig, das Großhirn in der einen oder anderen Weise auszuschalten.

Nach Ausschaltung des Großhirns kann man, wie SETSCHENOW am Frosch zeigte, durch Reizung im Bereich der Sehhügel, der Vierhügel und des vorderen Abschnittes des Kopfmarkes Hemmungswirkungen auf die motorischen Reflexe nachweisen. Dies gelingt indessen nur bei Reflexen, die durch chemische Reizung der Haut hervorgerufen werden.

Daß das Rückenmark an und für sich vermag, eine Reflexbewegung zu hemmen, folgt aus den eingangs erwähnten Hemmungserscheinungen, welche auch unter alleiniger Beteiligung des Rückenmarkes auftreten.

Hierzu kommt noch, daß, wenn ein Reflex durch die Reizung eines zentripetalen Nerven *A* hervorgerufen wird, eine hinzukommende Reizung eines anderen zentripetalen Nerven *B* den vom ersteren ausgelösten Reflex aufheben kann (GOLTZ).

Als Beispiele einer Reflexhemmung dieser Art führte GOLTZ unter anderem folgende Versuche an. Nach leichter mechanischer Reizung der Eingeweide wird das Froschherz auf reflektorischem Wege zum Stillstand gebracht (Klopfversuch). Der sonst regelmäßige Erfolg dieses Versuches bleibt aus, wenn gleichzeitig ein sensibler Nerv der Gliedmaßen intensiv gereizt wird.

Wird die Brusthaut eines geköpften brünstigen Männchens (Frosch) mit dem Finger gerieben, so wird der Finger kräftig umklammert. Der sonst nie versagende Erfolg tritt häufig nicht ein, wenn man gleichzeitig die Haut des Tieres mit Essigsäure pinselt.

Hierher gehören auch folgende Erscheinungen. Wenn einem Frosch eine starke Kochsalzlösung unter der Rückenhaut eingespritzt wird, so hören alle Reflexe auf. Die Glieder hängen schlaff herab und werden auch auf starkes Kneifen nicht angezogen. Dieser Zustand dauert wenige Minuten, dann kehren die Reflexe allmählich wieder zurück (BETHE). — Der oben erwähnte Kratzreflex (vgl. II, S. 334) wird durch einen Druck auf die Schwanzspitze gehemmt. — Bei Reizung des Ischiadicus läßt sich die durch einen Schlag auf die Kniesehne sonst konstant auftretende Kontraktion des Extensor cruris nicht auslösen (FLOURNOY).

Die künstliche Reizung gewisser Stellen der Großhirnrinde löst Muskelkontraktionen aus, worüber Näheres in Kapitel XXIV. Diese Kontraktionen haben bei morphiniserten Hunden einen sehr lang ausgezogenen Verlauf und verschwinden erst allmählich nach Ende der Reizung. Wenn man während der Dauer dieser Nachwirkung die Haut leise streicht oder irgendeine andere sensible Reizung ausführt, so erschlafft der kontrahierte Muskel. Dasselbe ist ferner auch bei einer schwachen oder sehr flüchtigen Reizung der genannten Stelle der Großhirnrinde der Fall. Die Reizung des motorischen Feldes der Großhirnrinde ruft also, wenn dieses oder richtiger die motorischen Ganglienzellen des Rückenmarkes in Tätigkeit sind, unter geeigneten Umständen eine Hemmung dieser Tätigkeit hervor (HEIDENHAIN und BUBNOFF).

Durch Reizung verschiedener Stellen des Hirnstammes und des Großhirns, sowie bei Reizung zentripetaler Nervenfasern im allgemeinen können also die Reflexvorgänge unter Umständen mehr oder weniger verzögert oder aufgehoben werden.

Dies sind Tatsachen. Zu ihrer Erklärung hat man früher allgemein das Vorhandensein von besonderen hemmenden Zentren angenommen.

Gegen diese Auffassung machte aber Goltz geltend, daß sie eine wahrhaft erdrückende Menge von solchen Zentren erforderte, und stellte statt dessen die mit den soeben erwähnten Fällen von Reflexhemmung vorzüglich übereinstimmende Hypothese auf, daß ein Zentrum, welches einen bestimmten Reflexakt vermittelt, an seiner Erregbarkeit einbüßt, wenn es gleichzeitig von irgendwelchen anderen Nervenbahnen aus, die an jenem Reflexakt nicht beteiligt sind, getroffen wird. Hier würde also gewissermaßen eine Interferenz zwischen verschiedenen Nervenerregungen stattfinden.

Wie Biedermann bemerkt, ist es aber auch möglich, die Hemmungserscheinungen im zentralen Nervensystem durch die Annahme besonderer zentripetalleitender Hemmungsnerven zu erklären. Wenn ein augenblicklich erregtes Zentrum von einem solchen Nerven aus beeinflußt würde, so würde es seine Tätigkeit einstellen oder vermindern, d. h. gehemmt werden. Als Beispiele einer derartigen Hemmung weist Biedermann unter anderem auf die reflektorische Selbssteuerung der Atembewegungen (vgl. I, S. 465) und auf die oben besprochenen Reflexe bei den hinteren Extremitäten (vgl. II, S. 33, 337) hin. Die in dieser Weise bewirkte Hemmung gewisser Nervenzellen im zentralen Nervensystem würde derjenigen ganz analog sein, welche bei Reizung zentrifugalleitender hemmender Nerven an solchen peripheren Organen erscheint, welche unabhängig vom zentralen Nervensystem ihre Tätigkeit entfalten können (Vagus und Herz, Splanchnicus und Darm).

Eine wirklich befriedigende Erklärung der Reflexhemmung steht noch aus.

Wie es einerseits wichtig ist, daß (vgl. oben II, S. 337) gewisse Bewegungen in unserem Nervensystem so eingeprägt werden, daß sie mehr oder weniger reflektorisch ausgelöst werden, so ist es auf der anderen Seite auch von Bedeutung, eine Menge anderer Bewegungen zu unterdrücken, die häßlich oder sonst unzweckmäßig sind. Unter diesen Bewegungen finden sich zahlreiche reine Reflexe — angeborene oder Resultate einer schlechten Gewohnheit. Hierher gehören z. B. Weinen und Schreien beim Schmerz. Man kann es lernen, diesen Reflex zu unterdrücken, wie man auch das Kind lehren kann, nicht zu weinen, wenn nicht alles nach seinem Willen geht. Auch eine Menge von Gesichtsausdrücken und Gebärden ist hierher zu führen: daß diese durch Übung unterdrückt werden können, lehrt z. B. die alte Geschichte von Demosthenes.

Der hierbei wirkende Mechanismus liegt ohne Zweifel im Großhirn, und wir können uns in groben Zügen die Sache so vorstellen, daß Reflexbahnen, welche ursprünglich stark entwickelt waren oder unter dem Einfluß der Gewohnheit stark entwickelt wurden, durch den Einfluß des Großhirns in irgendwelcher Weise beschränkt werden, ganz wie das Großhirn im allgemeinen die Reflexe zu beschränken vermag. Und sogar solche Reflexe, auf welche der Wille kaum einen direkten Einfluß ausübt, können durch die Erziehung und die Gewohnheit gehemmt werden. Dies ist z. B. mit dem Weinen der Fall. Die Tränen werden aus den Tränendrüsen abgesondert, und die Tränenabsonderung steht ebensowenig wie die anderen Absonderungen des Körpers unter dem direkten Einfluß unseres Willens,

sondern wird, wie die Speichelabsonderung, reflektorisch, oft infolge einer Gemütsbewegung hervorgerufen. Durch eine kräftige Willensanstrengung kann aber dieser Reflex unterdrückt werden.

e. Verstärkung von Reflexen.

Das Resultat zweier im zentralen Nervensystem sich durchkreuzender Erregungen ist aber nicht immer eine Hemmung, es kann auch eine verstärkte Erregung daraus resultieren. Eine an und für sich subminimale Reizung des motorischen Rindenfeldes (Kaninchen) wird wirksam, wenn eine an sich ebenfalls unwirksame reflektorische Reizung gleichzeitig stattfindet. Diese Verstärkung der Wirkung einer Reizung durch die Reizung einer anderen Nervenbahn findet auch dann statt, wenn nach Entfernung der grauen Rindensubstanz das Centrum semiovale gereizt wird; auch brauchen die Reizungen der beiden Bahnen nicht gleichzeitig zu sein, denn die betreffende Erscheinung tritt auch in dem Fall hervor, wenn die zweite Reizung einige zehntel Sekunden nach Ende der ersteren stattfindet.

Hierher gehört unter anderem auch die Tatsache, daß zwei an verschiedenen Stellen der Haut angebrachte Reize den Kratzreflex (vgl. II, S. 334) verstärken, bzw. hervorrufen, wenn jeder Reiz an und für sich subminimal ist (Sherrington).

Exner, dem wir die Feststellung dieser Verstärkung verdanken, nennt sie Bahnung und schreibt ihr eine sehr große Bedeutung bei den Verrichtungen des zentralen Nervensystems zu.

Als eine spezielle Form der Bahnung betrachtet Exner den Fall, wenn zwei Nervenkerne durch Verbindungsfasern so physiologisch verknüpft sind, daß die Erregung des einen immer oder in der Regel synchron mit der des anderen statthat, wie z. B. bei den beiderseitigen Atmungszentren. Wenn diese durch die Kommissurenfasern miteinander in Verbindung stehen, so bewirkt die steigende Ladung des einen eine solche Veränderung im anderen, daß es zur Entladung geeigneter wird.

Wie die Erziehung zum Unterdrücken häßlicher oder unzweckmäßiger Reflexe beiträgt, so strebt sie auf der anderen Seite vielfach danach, schöne, zweckmäßige Reflexe auszubilden, und hierbei spielen die als Bahnung zusammengefaßten Vorgänge unzweifelhaft eine wesentliche Rolle.

Eine Verstärkung von Reflexen kann endlich auch als Nachwirkung eines antagonistischen Reflexes entstehen. Der Kratzreflex, der durch Druck auf den Schwanz gehemmt wird, nimmt nach Aufhören des Druckes an Stärke zu. Ebenso wird der durch Reizung des Fußes ausgelöste Streckreflex kräftiger, wenn gerade vorher eine Beugung der Extremität stattgefunden hat. Die verlängerte Tätigkeit eines Reflexes schwächt diesen, führt aber zu größerer Erleichterung und Kraft des antagonistischen Reflexes (Sherrington).

f. Reflexe bei verschiedenen Reizen.

Auch die Art der Reizung übt auf das Erscheinen der Reflexe einen sehr bedeutungsvollen Einfluß aus. Nicht allein die Endorgane der Sinnesnerven, sondern auch die der Nerven innerer Organe sind für Reizung

durch spezifische Reizmittel abgepaßt, wie aus den Erfahrungen Pawlows (vgl. I, S. 373, 381, 390) über die Absonderungsbedingungen der Verdauungssäfte hervorgeht.

Ähnlichen Erscheinungen begegnen wir auch bei den motorischen Reflexen, indem sich diese je nach der Art der Reizung wesentlich verschieden verhalten. Wenn man an einem Hunde mit durchschnittenem Rückenmark die Hinterpfote mit einem spitzen Gegenstand reizt, so wird das Bein gebeugt und also weggezogen. Übt man dagegen auf die Fußsohle einen gleichmäßigen breiten Druck aus, so wird das Bein gestreckt und gegen den betreffenden Gegenstand gestemmt.

Seit M. Hall weiß man, daß im allgemeinen ein Reflex leichter durch Reizung der peripheren Endapparate als durch direkte Reizung der entsprechenden zentripetalen Nerven erzielt wird. Die Ursache dieser Erscheinung liegt wohl vor allem darin, daß die peripheren Endorgane, gerade wegen ihrer Abpassung für die Reizaufnahme, auf einen Reiz bestimmter Stärke kräftiger als der Nervenstamm reagieren. Die künstliche Reizung zentripetaler Nervenstämme kann daher über die funktionelle Reflextätigkeit des Nervensystems nie einen vollen Aufschluß liefern, wozu noch kommt, daß durch Hautreizung meist eine geordnete Folge von Muskelkontraktionen erscheint, während bei Reizung der Nervenstämme im wesentlichen Zuckungen einzelner Muskeln auftreten (Fick).

Eine Ausnahme von dieser Regel bildet der Schluckreflex, welcher nach Langendorff leichter vom N. laryngeus superior als von der entsprechenden Schleimhaut ausgelöst wird.

§ 6. Die automatische Reizung.

Die Bedeutung der automatischen Reizung des zentralen Nervensystems (und der peripheren Organe) ist zurzeit unmöglich exakt darzustellen. Die Leichtigkeit, mit welcher der Einfluß der reflektorischen Erscheinungen festgestellt werden kann, ist auch die Veranlassung gewesen, daß das Studium der automatischen Reizung vielleicht etwas vernachlässigt worden ist.

Die durchgreifende Bedeutung der automatischen Reizung läßt sich aber unschwer nachweisen. Wenn man versucht, den Atem zu halten, so kann man $^1/_2$ Minute, 1 Minute, vielleicht auch mehrere Minuten lang damit aushalten. Trotz der gewaltigsten Willensanstrengung ist es aber nicht möglich, mit der Atmung vollständig aufzuhören, denn der Trieb dazu wird allmählich so stark, daß er den kräftigsten Willen überwindet. Diese starke Erregung des Atmungszentrums findet durch die nun im Blut und in der Gewebsflüssigkeit in reichlicher Menge gesammelten Zersetzungsprodukte statt. — Wie wir gesehen haben, wird die Atemgröße durch Muskelarbeit gesteigert. Diese Steigerung wird wesentlich durch die direkte Reizung des Atmungszentrums durch die dabei gebildeten Zersetzungsprodukte hervorgerufen, wenn auch möglicherweise die Reizung zentripetaler Nervenfasern hierbei einen gewissen Einfluß ausüben kann.

Die bei der Erstickung auftretenden Erscheinungen im Kreislaufsapparate und bei den Skelettmuskeln zeigen, wie zahlreiche andere Zentren im Gehirn und Rückenmark durch die im Überschuß vorhandenen Zersetzungsprodukte in vermehrte Tätigkeit versetzt werden.

Diese Beispiele genügen für den Nachweis, daß in der Tat die automatische Reizung unter Umständen wenigstens für die Tätigkeit des zentralen Nervensystems eine sehr große Bedeutung hat. Da wir nun ferner gute Gründe für die Annahme haben, daß die normale Erregung des Atmungszentrums durch die Stoffwechselprodukte stattfindet, obschon dessen Tätigkeit durch Reflexe vielfach geregelt wird, so ist es nicht gerade unmöglich, daß die automatische Reizung auch bei anderen, tonisch erregten nervösen Zentren eine nicht unwesentliche Rolle spielen kann, und daß im allgemeinen diese die gröberen Leistungen der betreffenden Organe beherrscht, während die feinere, nach dem augenblicklichen Bedarf stattfindende Regulation ihrer Tätigkeit durch reflektorische Vorgänge erzielt wird.

§ 7. Der Tonus.

Als Tonus bezeichnen wir im allgemeinen den bei zahlreichen Organen vorkommenden Zustand einer stetigen Erregung, welche ihrer Intensität nach jedoch wesentlich schwanken kann. Die neueren Ermittlungen über die sogen. innere Sekretion (vgl. I, S. 501 ff.) haben ergeben, daß der Tonus vielfach von einer direkten Reizung bedingt ist, welche durch gewisse im Körper gebildete Substanzen auf periphere Organe oder periphere oder zentrale Ganglienzellen ausgeübt wird.

Ein sehr interessantes Beispiel des vom zentralen Nervensystem unabhängigen Tonus liefern uns die Erfahrungen von Goltz und Ewald, durch welche es erwiesen ist, daß ein Hund nach Exstirpation des größten Teiles des Rückenmarkes allmählich seinen Gefäßtonus wiedergewinnt (vgl. näher unten S. 345).

Die Bedeutung der direkten Reizung peripherer Organe oder Ganglienzellen für den Tonus verschiedener Organe läßt sich indessen zurzeit nicht gehörig würdigen, denn die hierhergehörigen Untersuchungen sind noch zu wenig umfassend. Jedenfalls befinden sich aber viele Organe unter Vermittlung ihrer zentrifugalen Nerven in einer tonischen Erregung, welche ihrerseits zeigt, daß die ihnen entsprechenden Zentren im Gehirn und Rückenmark selbst tonisch erregt sind. Zu diesen tonisch erregten Zentren gehören vor allem das Zentrum des Herzvagus und die Zentren der gefäßverengenden Nerven.

Da wir wissen, wie alle beide sowohl bei der Erstickung als durch Reflexe von zentripetalen Nerven aus erregt werden können, so sind wir wohl genötigt anzunehmen, daß der Tonus dieser Zentren gemischten Ursprunges ist. Ob die automatische oder die reflektorische Reizung dabei die bedeutungsvollere ist, läßt sich vorläufig nicht entscheiden. Jedenfalls kann die feinere Abstufung des Tonus nur reflektorisch zustande kommen.

Auch die quergestreiften Muskeln und ganz besonders die Sphinkteren (Sph. ani und Sph. vesicae) sind im allgemeinen schwach tonisch erregt (vgl. I, S. 430 und 558).

Es ist nicht mit wenigen Schwierigkeiten verbunden gewesen, den Tonus der quergestreiften Muskeln nachzuweisen. Die bei Amputationen gemachte Erfahrung, daß bei der Durchschneidung der Muskeln die Stümpfe auseinandergehen, so daß eine klaffende Wunde entsteht, hat für die Tonusfrage keine Bedeutung: diese Erscheinung ist nämlich vom Tonus gar nicht abhängig und ganz einfach davon bedingt, daß die Entfernung zwischen Ansatz- und Festpunkt eines Extremitätenmuskels am Skelett größer ist als die natürliche Länge des unbelasteten Muskels; infolgedessen ist der vollkommen ruhende Muskel immer etwas gespannt und muß, wenn er durchschnitten wird, klaffen.

Daß die Skelettmuskeln jedoch in der Regel tonisch erregt sind, geht unter anderem aus folgenden Erfahrungen hervor.

Wenn man an einem enthaupteten, vertikal herabhängenden Frosch den rechten N. ischiadicus durchschneidet, so hängt das entsprechende Bein schlaffer herab als das andere. Dieser Unterschied kann nur davon bedingt sein, daß das linke Bein noch unter dem Einfluß des zentralen Nervensystems steht (Brondgeest).

Wenn man bei einem Frosch die hinteren zentripetalen Rückenmarkswurzeln durchschneidet, so verlängert sich der gleichseitige Gastrocnemius etwas (Cyon und Steinmann). Der betreffende Tonus muß also zum Teil wenigstens reflektorischen Ursprunges sein. Wie aus dem II, S. 126 und 132 Ausgeführten hervorgeht, steht er außerdem noch unter dem Einfluß der Ohrlabyrinthe.

Da wir nun aus den oben (II, S. 334) mitgeteilten Versuchen von Sanders-Ezn und Magnus wissen, daß die durch eine bestimmte Reizung hervorgerufene reflektorische Wirkung von der augenblicklichen Lage des Körpers wesentlich beeinflußt wird, ist es eine natürliche Folgerung, daß der Tonus sich nicht auf alle Muskeln in derselben Stärke erstreckt, sondern je nach den Umständen bei dem einen oder anderen Muskel stärker ist. Dadurch erklärt es sich auch, daß sich ein beliebiger Muskel nicht immer verlängert, wenn sein Nerv durchschnitten wird.

In diesem Zusammenhang ist zu erwähnen, daß die Flügelmuskulatur der Taube nach Durchschneidung der entsprechenden zentripetalen Nerven ihren Tonus beibehält (Trendelenburg).

Übrigens dürfte der Muskeltonus zu einem gewissen Grade peripheren Ursprunges sein, denn im ruhenden Muskel wird Wärme gebildet, auch wenn sein Zusammenhang mit dem zentralen Nervensystem ganz aufgehoben ist (vgl. I, S. 572, II, S. 38).

§ 8. Die zentralen Leistungen der peripheren Ganglienzellen.

Bei der Darstellung der Innervation des Herzens, der Verdauungsorgane, der Ureteren usw. haben wir nur ganz oberflächlich die Frage gestreift, inwiefern die in der Wand dieser Organe eingelagerten Ganglienzellen hierbei irgend-

welche Bedeutung haben. Während sich einige Autoren vorstellen, daß die bei den genannten Organen — auch wenn sie vom zentralen Nervensystem ganz isoliert sind — auftretenden rhythmischen Kontraktionen wesentlich unter dem Einfluß dieser Ganglienzellen ausgelöst werden, stellen andere jede Beteiligung der Ganglienzellen entschieden in Abrede und schreiben der Muskelsubstanz selbst die automatische Eigenschaft zu, d. h. die Eigenschaft, unter dem Einfluß der bei dem normalen Stoffwechsel im Körper gebildeten Produkte bzw. von normal stattfindenden Druckschwankungen erregt zu werden. Wenigstens für das Herz von Limulus polyphemus ist die Ganglienzellenhypothese erwiesen (vgl. I, S. 267); ob dies auch für das Wirbeltierherz gilt, dürfte kaum als entschieden erachtet werden können. Betreffend die übrigen mit rhythmischer oder tonischer Tätigkeit begabten Organe läßt sich dagegen zurzeit kaum eine bestimmte Entscheidung gewinnen (vgl. indes I, S. 415). Eine nähere Erörterung dieser Frage würde zu viel Raum beanspruchen, und ich bin daher genötigt, auf eine solche hier zu verzichten.

Wir werden deshalb unsere Betrachtungen auf diejenigen außerhalb des zentralen Nervensystems befindlichen Ganglienzellen beschränken, die nicht in die Wand der Organe eingebettet sind. Hierher gehören also vor allem die sympathischen Ganglien, sowie auch die Spinalganglien und die ihnen entsprechenden Ganglien der Zerebralnerven.

Die erste Frage, die sich uns hier entgegenstellt, ist die, ob die Nervenfasern, welche durch die sympathischen Ganglien hindurchgehen, auch mit den daselbst befindlichen Zellen in Verbindung treten oder nicht.

Langley hat nachgewiesen, daß Nikotin in einer nicht zu starken Gabe die Fortpflanzung der Erregung durch die sympathischen Ganglienzellen aufhebt, während es die Nervenfasern und die peripheren Nervenendigungen unberührt läßt, und diese Tatsache hat er zur Prüfung der vorliegenden Frage in großem Umfange methodisch verwertet. Zu diesem Zwecke braucht man ja nur das Ganglion mit einer Nikotinlösung zu bepinseln; hat die Reizung des Nerven zentral vom Ganglion jetzt dieselbe Wirkung als vor der Vergiftung, so geht er keine Verbindung mit den daselbst befindlichen Zellen ein. Bleibt die Wirkung der Reizung nach der Vergiftung aber aus, so bezeugt dies, daß die Zellen des Ganglions in die nervöse Leitung eingeschaltet sind.

In dieser Weise hat nun Langley gefunden, daß jede in den sympathischen Bahnen verlaufende zentrifugale Nervenfaser oder Kollaterale mit einer und nur einer peripheren Ganglienzelle in Verbindung steht. Die durch die Einschaltung dieser Ganglienzelle bewirkte Unterbrechung der Leitung von dem zentralen Nervensystem zu der Peripherie findet entweder in den Ganglien des Grenzstranges oder mehr peripher, bis in die Nähe der peripheren Verbreitung des betreffenden Nerven statt. Als Beispiele der ersten Verbindungsart seien erwähnt die vasokonstriktorischen, die schweißsezernierenden und die pilomotorischen Nerven für die Vorderpforte, welche sämtlich mit Zellen im Ganglion thoracicum primum verbunden sind. Dagegen enden die meisten Nervenfasern des Splanchnicus nicht in den Ganglien des Grenzstranges, sondern im Ganglion solare. Auch die übrigen, nicht zum Sympathicus gehörigen

autonomen Nerven sind in der gleichen Weise in ihrem peripheren Verlauf durch Ganglienzellen unterbrochen. (Näheres in Kap. XXV.)

Es ist nicht leicht zu entscheiden, inwiefern die betreffenden, im Verlauf der autonomen Nervenfasern eingeschalteten Ganglienzellen eine andere Aufgabe als die rein nutritive haben oder nicht. Von vornherein läßt sich die Möglichkeit nicht leugnen, daß diese Ganglien ebenso wie das Rückenmark irgendwelche zentralen Verrichtungen ausüben könnten, und dafür sprechen gewissermaßen die Beobachtungen, welche Goltz und Ewald an Hunden gemacht haben, an welchen der größte Teil des Rückenmarkes von dem oberen Brustteil oder unteren Halsteil an exstirpiert worden war.

Nachdem die unmittelbar an die Operation sich anschließenden Störungen sich allmählich ausgeglichen hatten, zeigten die Tiere folgende Erscheinungen. Sämtliche quergestreifte Muskeln des Hinterkörpers degenerierten und wurden zu bindegewebigen Massen verwandelt. Nur der äußere Sphincter ani entging der Degeneration und blieb bis zum Tode des Tieres vollkommen leistungsfähig.

Die Verdauungsvorgänge liefen in ganz regelmäßiger Weise ab, durchaus ähnlich wie bei einem ganz normalen Hunde. — Der Harn blieb vollkommen normal, und die Harnblase entleerte sich vollständig. — Eine trächtige Hündin gebar fünf Junge. Der Mutter wurde ein Junges gelassen; dieses machte sich energisch an das Sauggeschäft und gedieh ausgezeichnet. Unter dem Einfluß des Saugens sezernierten die Milchdrüsen eine völlig normal zusammengesetzte Milch. Dagegen konnte keine deutliche Schweißsekretion nachgewiesen werden. — Die Gefäße des Hinterkörpers gewannen wieder ihren Tonus und behielten auch die Fähigkeit, auf örtliche Reize hin, je nach der Natur derselben, zu erschlaffen oder sich zu verengern. Dagegen gelang es nicht, nach Anbringung von Reizen Veränderungen der Gefäße in entfernten Hautgebieten zu erzielen, oder durch Reize von den Hinterpfoten aus irgendeine Zustandsveränderung in der Darmbewegung, den Bewegungen des Sphincter ani oder der Harnblase einzuleiten. — Auch der Haarwechsel erfolgte ziemlich normal, war aber vorn an den Teilen des Körpers, die noch im Zusammenhang mit den nervösen Zentralorganen standen, früher beendet als hinten. Die Knochen bekamen eine eigentümliche morsche Beschaffenheit. — Wenn die äußere Temperatur nicht zu niedrig war, geschah die Wärmeregulation mit ganz genügender Präzision.

Daß auch etwaige durch die Vagi vermittelte Erregungen hierbei nicht beteiligt waren, folgt aus Versuchen von Friedenthal, wo der Hund gesund blieb, trotzdem an ihm das Rückenmark vom V. Brustwirbel an exstirpiert worden war und außerdem die beiden Vagi und die beiden Splanchnici durchschnitten waren.

Auch ist zu erwähnen, daß gewisse Gifte, wie das Anagyrin (aus Anagyris foetida, Gley), sowie gewisse aus verschiedenen Organen des Körpers zu erhaltende Substanzen (Extrakt der Hypophyse und der Nebennieren [I, S. 337, 339] bei gänzlich zerstörtem Nervensystem eine nicht unerhebliche Gefäßkontraktion bewirken können.

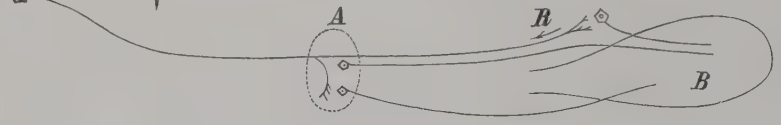
Diese und andere analoge Erscheinungen zeigen unzweideutig, daß zahlreiche Verrichtungen ohne die Beteiligung des zentralen Nervensystems ausgeführt werden können. Daß sie unter Mitwirkung der in den peripheren Ganglien befindlichen Zellen stattfinden, scheint allerdings sehr wahrscheinlich zu sein, ist aber lange nicht einwandfrei bewiesen, denn die Möglichkeit läßt sich nicht bestimmt ausschließen, daß diese Verrichtungen durch eine automatische Tätigkeit der betreffenden Organe selbst bedingt sind.

Es finden sich aber in der physiologischen Literatur auch Angaben, welche zeigen, daß Reflexe durch sympathische Ganglien vermittelt werden können, obgleich sie uns nichts darüber lehren, welche Bedeutung diese Reflexe bei den normalen Vorgängen im Körper haben mögen.

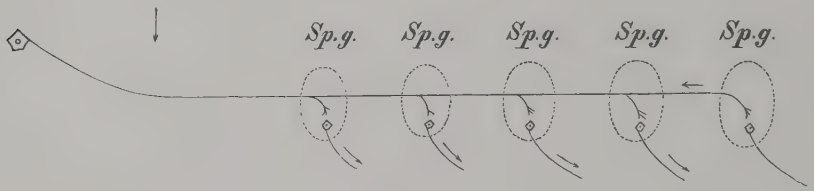
Roschansky zerstörte bei Katzen das Rückenmark unterhalb des Halsmarkes und reizte das zentrale Ende des Splanchnicus: dabei stieg der Blutdruck um einige mm Hg an. Diese Drucksteigerung zeigte sich nicht mehr, wenn der Grenzstrang zwischen dem IX. und X. sympathischen Ganglion durchschnitten wurde. Die Drucksteigerung würde daher durch sympathische Ganglien reflektorisch hervorgerufen sein.

Auch Langley hat Reflexe durch sympathische Ganglien beobachtet und ihren sehr eigentümlichen Mechanismus aufgeklärt.

Nach Durchschneidung aller Verbindungszweige des Gangl. mesent. inf. mit dem zentralen Nervensystem (vgl. Fig. 147; I, S. 559) erhält man bei zentraler (elektrischer oder mechanischer) Reizung des einen N. hypogastricus (am besten bei der Katze) Kontraktionen der Blase und des äußeren Analsphinkters, Gefäßverengerung im unteren



Figur 161. Schema eines Reflexes durch periphere Ganglienzellen, nach Langley.



Figur 162. Schema eines Reflexes durch periphere Ganglienzellen, nach Langley. *Sp. g.*, Sympathische Ganglien. Die Pfeile geben die Richtung an, in welcher sich die bei Reizung des Lumbalsympathicus ausgelöste reflektorische Erregung fortpflanzt.

Teil der Rektalschleimhaut und in der Uterinschleimhaut der entgegengesetzten Seite. Diese Wirkungen sind von Ganglienzellen im Ganglion selbst abhängig, denn sie bleiben nach Nikotin aus; sie stellen aber keine Reflexe in gewöhnlicher Meinung dar, denn durch die Degenerationsmethode wird nachgewiesen, daß die hier beteiligten (im Verhältnis zum Ganglion) zentripetalen Fasern ihr trophisches Zentrum weder im betreffenden Ganglion, noch peripher von demselben und auch nicht im Spinalganglion haben. Diese Fasern stellen also zentrifugale Nerven dar.

Die Art und Weise, wie durch diese die Reflexe (Axonreflexe) ausgelöst werden, sucht Langley folgendermaßen darzulegen. Die Nervenfasern pflanzen, wie wir wissen, eine Erregung in beiden Richtungen fort, also wird eine bei *R* (Fig. 161) gereizte zentrifugale Nervenfaser die Erregung auch in der Richtung nach dem Ganglion (*A*) fortpflanzen. Hier aber geht eine Kollaterale ab, und diese versetzt die aus Zellen des Ganglions entstammenden und nach der Blase (*B*) gehenden Nervenfasern in Tätigkeit.

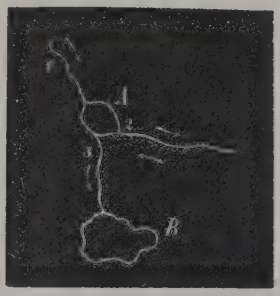
In entsprechender Weise erklärt Langley die Tatsache, daß sich bei Reizung des Lumbalsympathicus die Haare in Hautgebieten aufrichten, welche von den 2—4 höher-

liegenden Ganglien innerviert werden (vgl. Fig. 162), sowie die entsprechenden Erscheinungen bei Reizung des Brustsympathicus usw.

In bezug auf Reflexe durch periphere Ganglien sei noch darauf aufmerksam gemacht, daß man sich immer gegen Täuschungen wegen eines rekurrenten Verlaufes der Nervenfasern schützen muß. Angenommen *A* (Fig. 163) ist ein Ganglion, *2* und *3* zwei davon abgehende Nervenfasern. Wir reizen *2* und bekommen eine Wirkung bei dem von *3* innervierten Organ (*B*). Diese Wirkung kann allerdings ein Reflex sein, sie kann aber auch dadurch ausgelöst sein, daß einige der nach *3* gehenden Nervenfasern den durch die punktierten Linien angedeuteten Weg durch *2* genommen haben.

Die physiologische Aufgabe der Spinalganglien besteht wesentlich in den schon besprochenen rein nutritiven Verrichtungen, durch welche nicht allein die zentripetalen Nervenfasern, sondern auch die hinteren Wurzeln und ihre Fortsetzungen im Rückenmark nebst den zugehörigen Kollateralen in normalem Ernährungszustand unterhalten werden.

Das Nähere über ihre Tätigkeit ist aber noch ganz dunkel. Man hat beobachtet, daß eine Hautkrankheit, die Herpes zoster, längs den zentripetalen Nerven der Haut sich ausbreitet, und ist geneigt gewesen, die betreffende Störung mit einer Krankheit der Spinalganglien bzw. des Gangl. Gasseri in Zusammenhang zu bringen. Jedoch dürfte die Sache noch lange nicht als erledigt angesehen werden können.



Figur 163.

Da die meisten Zellen der Spinalganglien nur einen Ausläufer entsenden, welcher sich nach einem kürzeren oder längeren Verlauf in zwei Fasern teilt (T-Faser), so könnte man sich denken, daß die von der Peripherie kommenden Erregungswellen direkt auf das Rückenmark übertragen werden, ohne den Seitenzweig einzuschlagen und ohne mit der Ganglienzelle etwas zu tun zu haben.

Diese Frage kann experimentell geprüft werden, indem man untersucht, inwiefern die Erregung beim Durchtritt durch das Ganglion verzögert wird oder nicht, d. h. ob ein gewisser, durch die Reizung der zentripetalen Nerven hervorgerufener Vorgang, z. B. ein bestimmter Reflex, merkbar früher eintritt, wenn die Reizung zentral vom Ganglion stattfindet, als wenn sie gerade peripher von demselben erfolgt. An Spinalganglien des Frosches fand Wundt in der Tat eine Verspätung des Reflexes um 0.003 Sekunde. Exner, Moore und Reynolds, Lenninger konnten dagegen keine solche nachweisen. — Gad und Joseph untersuchten beim Kaninchen das Gangl. jugulare nervi vagi, welches sich in bezug auf die im Vagus enthaltenen zentripetalen Nervenfasern ganz wie die Spinalganglien den zentripetalen Rückenmarksnerven gegenüber verhält, und benutzten als Indikator des Erfolges die durch die Reizung hervorgerufene Veränderung der Atembewegungen. Es stellte sich heraus, daß im Mittel von einer großen Anzahl Bestimmungen die Reaktion von seiten der Atmung 0.036 Sekunde früher eintrat, wenn die Reizung zentral vom Ganglion stattfand. Wenn diese Beobachtungen sich bestätigen, so ist hierdurch bewiesen, daß bei diesem Ganglion wenigstens jede funktionelle Erregungswelle der zentripetalen Nervenfasern im Ganglion eine Ganglienzelle durchläuft.

Notwendig scheint es indes nicht zu sein, daß die Erregung den Körper der Ganglienzelle durchläuft. An Carcinus maenas beobachtete Bethe, daß der Tonus der Antennenmuskeln zurückblieb und reflektorische Kontraktionen bei denselben ausgelöst werden konnten, auch wenn er an dem bei

diesen Bewegungen tätigen Gehirnganglion den Mantel von soliden Ganglienzellenkörpern mit ihren Zellkernen abtrennte. In diesem Falle hatte sich die Erregung durch das noch im Zusammenhang mit den entsprechenden Nervenfasern befindliche Fibrillengitter (vgl. II, S. 311) fortgepflanzt. Hier liegt ein unanfechtbarer Beweis für die Rolle der Neurofibrillen als leitendes Element im Nervensystem vor. Allerdings konnte die Erscheinung nur 2—3 Tage beobachtet werden, was eigentlich selbstverständlich ist, da wir ja wissen, daß kernlose Zellenteile nicht auf die Dauer lebensfähig bleiben.

Betreffend die Wirbeltiere liegen entsprechende Erfahrungen an den Spinalganglien vor. Langendorff konnte unter anderem zeigen, daß (am Frosch) der Aktionsstrom in der hinteren Wurzel bei Reizung peripher vom Ganglion noch 24 Stunden nach der Herzexstirpation zum Vorschein kam — also zu einer Zeit, als alle Reflexbewegungen schon längst verschwunden waren. Kurz nachher wies Steinach an demselben Tiere nach, daß Ganglien, welche 48 Stunden lang in physiologischer Kochsalzlösung lagen, noch für den Aktionsstrom durchgängig waren, daß dasselbe auch dann stattfand, wenn das Ganglion am lebenden Tiere 14 Tage lang keine Blutzufuhr bekommen hatte, sowie daß in allen beiden Fällen, nach dem mikroskopischen Bilde zu urteilen, sämtliche Spinalganglienzellen der Degeneration anheimgefallen waren.

Nach diesem allen dürfte es wenigstens wahrscheinlich sein, daß sich die Erregung durch einen zentripetalen Rückenmarksnerven fortpflanzen kann, ohne den Körper der entsprechenden Ganglienzelle zu passieren.

§ 9. Die Zentren im Rückenmark.

Das Rückenmark hat eine zweifache Aufgabe: teils ist es als selbständiges Zentralorgan tätig, teils vermittelt es als eine große Leitungsbahn die Verbindungen zwischen dem Gehirn und den zentripetalen und zentrifugalen Rückenmarksnerven.

a. Der Einfluß der Rückenmarkszentren auf die Bewegungen der Skelettmuskeln.

Bei der experimentellen Isolierung des Rückenmarkes von den höheren Abschnitten des zentralen Nervensystems treten im Anschluß an die Operation Störungen auf, die anfangs am größten sind und später, wenn das Tier am Leben bleibt, in einem größeren oder geringeren Umfange zurückgehen. Diese Störungen stellen zum Teil die Folge der durch den Eingriff hervorgerufenen Zirkulationsstörungen oder des denselben begleitenden Shockes, d. h. einer Hemmungswirkung auf die distal vom Orte des Eingriffes liegenden Teile des zentralen Nervensystems, dar. Da andererseits die Reflexerregbarkeit der isolierten Partie auch in dem Falle wesentlich vermindert wird, wenn die Ausschaltung durch die ohne Shock erfolgende, lokale Abkühlung des Rückenmarkes stattfindet (Trendelenburg), müssen die Störungen zum Teil noch davon bedingt sein, daß die unter normalen Umständen dem betreffenden Teil des Rückenmarkes von den höheren Nervenzentren zufließenden Erregungen nunmehr ausgeblieben sind.

Binnen einer kürzeren oder längeren Zeit gehen diese Störungen mehr oder minder zurück. Hierbei spielt das Abklingen des Shockes ohne Zweifel eine sehr wesentliche Rolle. Als ein wichtiges Moment kommt aber noch hinzu, daß die Leistungsfähigkeit der isolierten Nervenzentren allmählich erhöht wird. Dies dürfte wesentlich unter dem Einfluß der ihnen durch die entsprechenden zentripetalen Nerven zugeführten Erregungen stattfinden, wie daraus hervorgeht, daß die betreffenden Zentren dann um so schneller und vollständiger den ihnen überhaupt möglichen Grad von Funktionstüchtigkeit wieder gewinnen, je mehr sie in Anspruch genommen werden (H. Munk), sowie daraus, daß die einseitige Durchschneidung der hinteren Wurzeln an einem Tier, bei dem die Shockwirkung nach der Trennung des Rückenmarkes schon vorübergegangen ist, eine deutliche temporäre Herabsetzung der Reflexerregbarkeit hervorruft (Brooks).

Unter geeigneten Umständen kann das vom Gehirn isolierte Rückenmark durch Reizung eines zentripetalen Nerven bei den von ihm innervierten Muskeln Reflexe hervorrufen, die im allgemeinen gut koordiniert sind und unzweifelhaft einen zweckmäßigen Charakter tragen. Dies darf indessen keineswegs als Ausdruck einer „bewußten" Tätigkeit im Rückenmark aufgefaßt werden, wie unbedingt daraus hervorgeht, daß wir selber ohne irgendwelche Beteiligung des Bewußtseins noch viel kompliziertere Bewegungen ausführen können.

Als Beispiel der Rückenmarksreflexe seien in erster Linie folgende Erscheinungen am geköpften Frosche erwähnt. Wenn ein Tropfen Schwefelsäure (0.2 Proz.) auf dessen Bein gebracht wird, so sucht er den Tropfen mit diesem Bein abzuwischen. Wird dieses Bein festgehalten, so kommt das andere Hinterbein zu Hilfe. Die Beine werden nach oben gezogen und dann kräftig gestreckt, wenn der Tropfen in die Nähe des Anus gebracht wird. Beim leichten Kneifen einer Zehe zieht sich das entsprechende Bein gegen den Bauch, usw.

Von einem besonderen Interesse sind die Erfahrungen über die Fähigkeit des vom Gehirn inkl. des Kopfmarkes isolierten Rückenmarkes, die bei den Ortsveränderungen notwendige Regulation der Muskelbewegungen zu bewirken.

Ein geköpfter Aal schwimmt unmittelbar nach der Operation im Bassin herum und führt die Schwimmbewegung an und für sich genau so aus, wie es der normale Fisch tut. Er schlängelt sich nicht etwa lediglich am Boden hin, sondern steigt im Wasser auf und nieder und durchfurcht es nach allen Richtungen. Indes ist der geköpfte Aal nicht fähig, die normale Lage im Wasser beim Schwimmen zu behaupten; auch hat er die Fähigkeit verloren, rückwärts zu schwimmen.

Dieselben Erscheinungen treten auch in dem Falle hervor, wenn nur das Rückenmark durchschnitten ist und das Tier monatelang am Leben bleibt (Bickel).

Beim Frosch fand Schrader, daß man das ganze Kopfmark bis zur Spitze des Calamus scriptorius entfernen und doch (durch reflektorische Reizung) Ortsbewegungen erhalten kann, welche allerdings ziemlich ungeschickt sind, aber nicht aufhören, vollkommen koordiniert zu sein. Froschlarven und ganz junge Frösche zeigen sogar ohne äußere Reizung Bewegungen mit dem Hinterkörper (Babak).

Daß geköpfte Hühner noch fliegen können, ist eine sehr alte Erfahrung. Bei Enten, an welchen das Rückenmark zwischen dem IV. und V. Halswirbel durchschnitten

war, führten die Füße auch beim Fehlen jedes äußeren Reizes eine ganze Reihe von energischen reinen und vollkommen regelmäßigen Schwimmbewegungen aus; mit dem Schwanze machten sie steuernde Bewegungen, mit den Flügeln Fliegbewegungen usw. Dagegen waren sie nicht imstande, auf den Tisch gesetzt das Gleichgewicht zu bewahren und regelmäßige Lokomotionsbewegungen mit den Füßen auszuführen (Tarchanoff).

An geköpften Säugetieren hat man meines Wissens nie Ortsveränderungen, spontan oder nach reflektorischer Reizung, beobachtet.

Nichtsdestoweniger gelingt es auch bei Säugetieren, unter alleiniger Mitwirkung des Rückenmarkes Reflexe hervorzurufen, die mit der Lokomotion in einem sehr nahen Zusammenhang stehen und mit entsprechenden Reflexen bei den niederen Wirbeltieren eine große Übereinstimmung darbieten (Sherrington, Hering jun., Biedermann).

Beim Drücken der Fußsohle eines Hundes mit durchschnittenem Rückenmark gegen einen nicht spitzen Gegenstand entsteht am gleichen Beine eine Streckung.

Eine punktförmige Reizung der Pfote oder die Reizung des entsprechenden zentripetalen Nerven ruft dagegen Beugung im gleichen Hinterbein und Streckung im entgegengesetzten hervor, während die Strecker des gleichseitigen und die Beuger des entgegengesetzten Beines gehemmt werden. Bei genügend starker Reizung tritt als Nachwirkung beim gleichseitigen Bein eine aktive Streckung auf, und unter günstigen Umständen vermag also eine einzige Reizung am gleichen Beine sowohl Beugung als Streckung auszulösen (vgl. oben, II, S. 333).

Wenn der kontrahierte M. vasto-crureus passiv gedehnt wird, so bleibt der Muskel auch nach Aufhören der dehnenden Gewalt gedehnt, und umgekehrt, bei passiver Verkürzung des Muskels bleibt dieser verkürzt. Das erstere ist selbstverständlich auch dann der Fall, wenn der Strecker durch aktive Kontraktion des Beugers gedehnt wird: die dabei entstehende „Verlängerungsreaktion“ erleichtert die Arbeit des Beugers, und andererseits unterstützt die „Verkürzungsreaktion“ eine dann folgende Kontraktion der Strecker.

Diese beiden Reaktionen stellen Reflexvorgänge dar, welche von den eigenen zentripetalen Nerven der betreffenden Muskeln ausgelöst werden. Mit ihnen sind an der gekreuzten Seite entgegengesetzte Reflexe verbunden: bei der Verlängerungsreaktion der Strecker werden also die gekreuzten Strecker erregt und bei der Verkürzungsreaktion gehemmt.

Diese verschiedenartigen Einwirkungen haben noch zur Folge, daß der Muskel bei einem gewissen tonischen Zustande und gleichgroßer Belastung eine verschiedene Länge haben kann.

Hier liegen Erscheinungen vor, die unzweifelhaft Komponenten des bei den Ortsveränderungen stattfindenden Mechanismus darstellen und zeigen, daß dem Rückenmark bei der Regulierung der Lokomotionsbewegungen eine nicht gering zu schätzende Bedeutung zugeschrieben werden muß.

Dies wird durch folgende Erfahrungen an Hunden und Affen, denen das Rückenmark am hinteren Ende des Brustteils durchschnitten war und die eine längere Zeit am Leben blieben, vollkommen bestätigt (Philippson).

In horizontaler Lage getragen, machten die Tiere mit ihren Hinterbeinen deutliche Trab- und Galoppbewegungen. Es war ihnen auch möglich, sich auf alle vier Füße zu stützen, und sie konnten sogar mehrere Schritte tun, indem sich die Hinterbeine wechselweise bewegten. Der Hinterkörper vermochte also ganz gut koordinierte Bewegungen auszuführen. Wie kaum anders zu erwarten war, fand aber gleichzeitig eine starke Ataxie statt, die Füße kreuzten sich oft, das Becken wurde von der einen Seite nach der anderen geworfen, der Hinterkörper verlor das Gleichgewicht und fiel um, und zwischen den Bewegungen des Vorderkörpers und denen des Hinterkörpers fand keine Koordination mehr statt.

Unter den durch das Rückenmark vermittelten Muskelreflexen sind noch die Sehnenreflexe hier zu erwähnen. Wenn man die untere Extremität im Kniegelenk beugt und auf die Sehne des M. extensor cruris einen kurzen Schlag ausführt, so zuckt dieser Muskel. Entsprechende Muskelkontraktionen werden bei gleichartiger Reizung anderer Sehnen, sowie auch durch mechanische Reizung der Gelenke und des Periostes erzielt. Diese Muskelwirkungen verschwinden nach Durchschneidung der entsprechenden hinteren Wurzeln, sowie bei der Tabes, d. h. wenn gewisse zentripetale Leitungsbahnen funktionsuntauglich werden.

Angesichts dieses Umstandes liegt es, wie zuerst Erb bemerkt hat, am nächsten anzunehmen, daß die betreffenden Muskelwirkungen reine Reflexe darstellen. Verschiedene Erscheinungen, vor allem die kurze Latenzdauer der durch die Reizung der Patellarsehne ausgelösten Zuckung, machten indessen diesem Erklärungsprinzip Schwierigkeiten, und schon der Entdecker der hierhergehörigen Erscheinungen, Westphal, sprach die Ansicht aus, daß die Muskelwirkungen durch die direkte Erschütterung des Muskels ausgelöst würden, jedoch nur in dem Falle, daß der Muskel seinen normalen Tonus hat — was seinerseits von der normalen Beschaffenheit der zentripetalen Leitungsbahnen bedingt ist (Reflextonus, vgl. oben II, S. 343).

Daß die Sehnenreflexe vom zentralen Nervensystem wesentlich abhängig sind, geht auch daraus hervor, daß die Stärke der dabei erscheinenden Kontraktion in der Regel in derselben Richtung als die Leistungsfähigkeit des zentralen Nervensystems zu- oder abnimmt. Sie wird also schwächer durch Ermüdung und Hunger, kräftiger aber nach vorhergegangener Ruhe, Nahrungsaufnahme usw. (Lombard).

Folgende Erfahrungen scheinen für die Auffassung der Sehnenreflexe als wirkliche Reflexe zu sprechen, obgleich auch diese von mehreren Autoren nicht als beweiskräftig angesehen werden. Unter Umständen bekommt man beim Schlag auf die Kniesehne des einen Beines Kontraktion in den beiden MM. extensores cruris; hierbei ist die Latenzdauer des gekreuzten Muskels länger als die des gleichseitigen. — Wenn man den Muskel vom zugehörigen Knochen löst und den Knochen erschüttert, so kontrahiert sich der Muskel dennoch; wenn man Kokaïn in die Muskelarterien einspritzt und so die sensiblen Muskelnerven vergiftet, so löst das Klopfen der Sehne keine Zuckung mehr aus. Daraus folgt, daß bei dem Schlag auf die Sehne die Schwingungen von der Sehne auf die sensiblen Muskelnerven, wie auf die zentripetalen Knochen- und Gelenknerven übertragen werden (Sternberg).

Was nun insbesondere die vielfach erörterte Latenzdauer der Sehnenreflexe betrifft, so ist sie sowohl beim Kaninchen (Scheven) als beim Hunde (Philippsohn) entschieden länger, als die Latenzdauer der bei direkter Muskelreizung mit Induktionsströmen ausgelösten Zuckungen. Auch ergibt die nähere Analyse der nach mechanischer Reizung der Patellarsehne im Extensor cruris auftretenden Aktionsströme, wie mir scheint, ganz bestimmt, daß die betreffenden Kontraktionen wirkliche Reflexe darstellen (Snyder, Jolly). Bei der Katze beträgt die reduzierte Reflexzeit (vgl. II, S. 325) indessen nur etwa die Hälfte der Zeit, die der Flexorreflex bei Reizung des gleich-

seitigen Beines beansprucht (Jolly). Nach Dodge ist wiederum beim Menschen die gesamte Latenzdauer des Sehnenreflexes von derselben Größenordnung wie der des Lidreflexes. Die Sehnenreflexe gehören also jedenfalls zu den allereinfachsten reflektorischen Vorgängen.

Für ihre reflektorische Natur ist noch anzuführen, daß ihre Latenzdauer bei tiefer Narkose zunimmt, sowie daß sie, wie mehrere andere motorische Reflexe, trotz gleicher Reizstärke, einen auffallenden, unregelmäßigen Wechsel ihrer Größe zeigen und bei sukzessiver Steigerung der Reizfrequenz (bis zu einer Reizung jede Sekunde) stark an Größe zunehmen; in dieser Hinsicht bieten sie mit den sonstigen Reflexen eine sehr große Übereinstimmung dar (Scheven).

b. Der Einfluß der Rückenmarkszentren auf die vegetativen Verrichtungen.

In bezug auf die vom Rückenmark auf die vegetativen Verrichtungen ausgeübten Einwirkungen dürfte, angesichts der oben besprochenen Erfahrungen über das Verhalten des Hundes mit verkürztem Rückenmark (II, S. 345), eine Revision der hierhergehörigen Angaben notwendig sein, denn nach diesen sind mehrere Verrichtungen, welche nach früheren Beobachtungen vom Rückenmark ganz abhängig waren, zum Teil wenigstens von peripheren Mechanismen bedingt.

Daß sich im Rückenmark und besonders in dessen Brustteil Gefäßnervenzentren vorfinden, die sowohl durch Erstickung als durch reflektorische Einwirkungen erregt werden können, ist schon oben erwähnt (vgl. I, S. 335); wir brauchen daher diese Zentren hier nicht näher zu berücksichtigen. Über spinale Atmungszentren vgl. I, S. 460.

Wie wir schon gesehen haben, bleiben die Harn- und Geschlechtsorgane sowie das Rectum vollkommen leistungsfähig, auch wenn der ganze untere Teil des Rückenmarkes ausgerottet wird (vgl. II, S. 345). Daß die nervösen Zentralorgane jedoch auf diese Körperteile einen gewissen Einfluß ausüben, geht aus den Ergebnissen bei der Reizung der zugehörigen Nerven unzweideutig hervor. Diese Nerven werden in erster Linie von Zentren im Lendenmark beherrscht.

An Hunden, bei welchen das Rückenmark an der Grenze zwischen Brustteil und Lendenteil durchschnitten war, hat Goltz unter anderem folgende Beobachtungen gemacht. Durch mechanische Reizung des Penis und des Unterleibes, durch Druck auf die Harnblase, sowie scheinbar spontan durch starke Füllung der Blase und des Rectums kann eine Erektion ausgelöst werden. — Bei mechanischer Reizung des Anus wird die Harnblase entleert; die Harnentleerung hat einen vollständig normalen Charakter. — Wird ein Finger in das Rectum hineingeführt, so erscheinen rhythmische Kontraktionen des Analsphinkters, welche durch Reizung des Ischiadicus gehemmt werden können. — Bei Reizung des Ischiadicus werden noch Kontraktionen des Uterus und der Vagina erhalten.

Die betreffenden Zentren haben bei der Katze folgende Lage: das Zentrum für die Harnentleerung (Centrum vesico-spinale) am II.—V. Lendennerven; das Zentrum für den Analsphinkter (Centrum ano-spinale) zwischen dem VI. und VII. Lendennerven. Beim Menschen würde das Zentrum der Blase ganz am Ende des Rückenmarkes in der Gegend der Austrittsstellen des III. und IV. Sakralnerven liegen.

Im Rückenmark finden sich außerdem Zentren für die Schweißsekretion. Wenn an einer Katze das Rückenmark unterhalb des Kopfmarkes durchschnitten und das Tier dann erstickt wird, so tritt nach 2 bis 3 Minuten eine Schweißsekretion hervor. Dasselbe ist auch nach Durchschneidung am IX. Brustwirbel der Fall.

Endlich ist noch das von Budge entdeckte Centrum cilio-spinale zu erwähnen, was speziell dadurch merkwürdig ist, daß dasselbe, obgleich im Rückenmark gelegen, dennoch Organe im Kopf beherrscht. Dieses Zentrum ist schon oben (II, S. 230) näher besprochen.

§ 10. Die Leitungsbahnen im Rückenmark.

a. Die elektrische Reizung des Rückenmarkes.

Bevor wir die Leitungsbahnen im Rückenmark an und für sich studieren, müssen wir eine, ihrerzeit lebhaft diskutierte Frage erledigen, nämlich die, ob die zentrifugal leitenden Fasern des Rückenmarkes durch Elektrizität erregbar sind oder nicht. Daß die elektrische Reizung des Rückenmarkes Kontraktionen in der Körpermuskulatur hervorrufen kann, darin sind die Erfahrungen sämtlicher Autoren vollkommen übereinstimmend. Es wurde aber von einigen behauptet, daß diese Kontraktionen entweder durch direkte Reizung der Wurzelfasern bedingt seien, oder daß sie Reflexe darstellten, die durch Reizung der Hinterstränge und der darin verlaufenden zentripetalen Fasern ausgelöst würden.

Indessen hat vor allem Biedermann gezeigt, daß die zentrifugalen Leitungsbahnen im Rückenmark tatsächlich erregbar sind.

Bei diesen Untersuchungen ging Biedermann in folgender Weise zuwege. Er spaltete das Rückenmark eines Frosches durch einen frontalen Schnitt in eine ventrale und dorsale Hälfte. Da das Rückenmark auch oben durchschnitten war, fand sich in ihm, nach den gewöhnlichen Regeln, ein absteigender Demarkationsstrom, welcher die Erregbarkeit des Rückenmarkes für einen gleichgerichteten Strom, dessen Kathode ja mit der des Demarkationsstromes zusammenfiel, erhöht. Es stellte sich nun heraus, daß der ventrale Teil des Rückenmarkes an seinem proximalen Ende für absteigende Induktionsströme sehr erregbar war, während eine beträchtlich größere Stromstärke sich notwendig erwies, um bei Reizung eines mehr distalen Teiles Muskelkontraktionen hervorzurufen. Die im ersten Falle erzielten Kontraktionen konnten also keineswegs durch Stromschleifen und dergleichen auf die vorderen Wurzeln bedingt sein.

Man könnte noch sagen, daß die betreffende Wirkung durch Reizung der grauen Substanz bedingt sei. Dieser Einwand wird aber dadurch widerlegt, daß die am ventralen Teil des gespalteten Rückenmarkes noch befindliche graue Substanz etwa dieselbe Erregbarkeit hatte, gleichviel in welchem Niveau sie gereizt wurde.

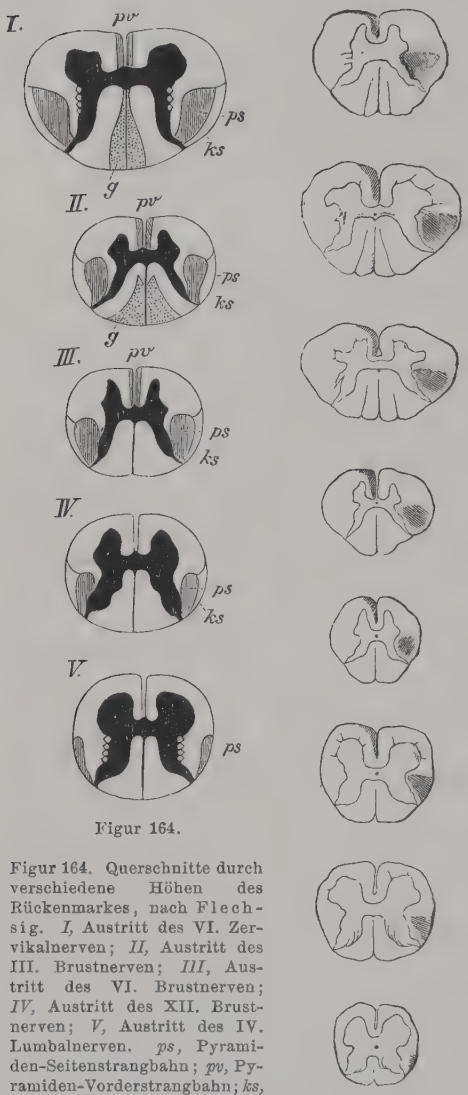
Durch Reizung der langen zentrifugalen Bahnen des Rückenmarkes haben Gotch und Horsley die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in diesen bei Säugetieren gleich 39.5 m pro Sekunde gefunden.

b. Die Methoden zur Bestimmung der Leitungsbahnen im Rückenmark.

Um die Lage der Leitungsbahnen im Rückenmark zu bestimmen, besitzt man mehrere, prinzipiell voneinander abweichende Methoden, welche sich gegenseitig ergänzen und in folgende drei Hauptabteilungen zusammengeführt werden können.

A. Die anatomischen Methoden. Zu diesen gehören:

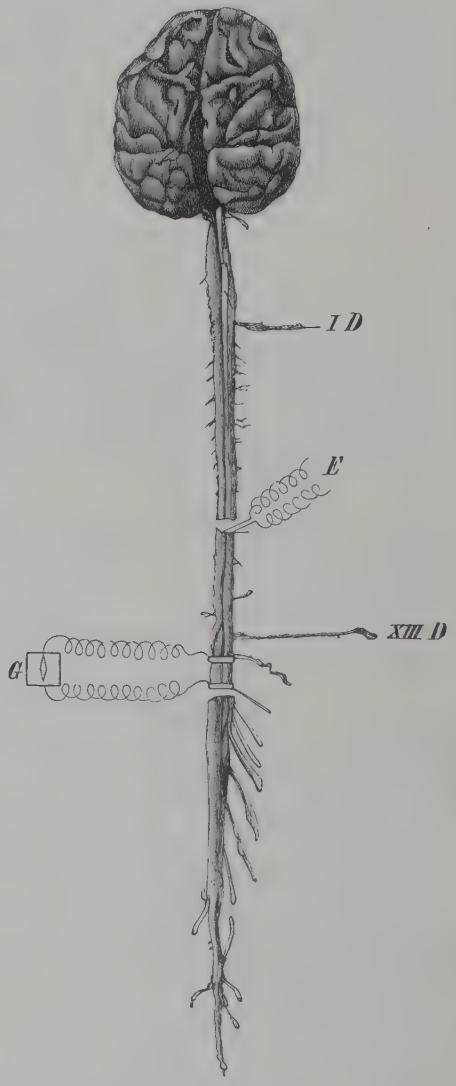
1. Die zuerst von Stilling angewandte Methode, das Rückenmark in Serienschnitte zu zerlegen und durch Studium derselben den Faserverlauf festzustellen.



Figur 164.

Figur 164. Querschnitte durch verschiedene Höhen des Rückenmarkes, nach Flechsig. *I*, Austritt des VI. Zervikalnerven; *II*, Austritt des III. Brustnerven; *III*, Austritt des VI. Brustnerven; *IV*, Austritt des XII. Brustnerven; *V*, Austritt des IV. Lumbalnerven. *ps*, Pyramiden-Seitenstrangbahn; *pv*, Pyramiden-Vorderstrangbahn; *ks*, Kleinhirn - Seitenstrangbahn; *g*, Gollsche Hinterstränge. —

Figur 165.



Figur 166.

Figur 165. Sekundäre absteigende Degeneration nach einem Erkrankungsherd in der linken Großhirnhemisphäre, nach Erb. — Figur 166. Versuchsanordnung zum Studium der Leitungsbahnen im Rückenmark des Affen mittels der elektrischen Methode, nach Gotch und Horsley. Das Rückenmark ist im mittleren Brustteil und oberen Lendenteil durchschnitten. Die Reizung findet oben (bei *E*), die Ableitung unten (bei *G*) statt.

2. Eine zuerst von Flechsig zur Erforschung der Leitungsbahnen eingehender benutzte Methode, welche sich auf die Tatsache basiert, daß Leitungsbahnen, welche dieselbe Aufgabe haben, während der embryonalen Entwicklung bzw. während der ersten

Zeit der postembryonalen Entwicklung etwa gleichzeitig mit Markscheiden versehen werden, während Leitungsbahnen von verschiedener physiologischer Aufgabe zu verschiedener Zeit ihre Markscheiden bekommen. Figur 164 stellt die nach dieser Methode festgestellte Gliederung der Rückenmarksstränge schematisch dar (vgl. unten).

B. Die pathologisch-anatomischen und klinischen Methoden. Hierher gehören:

3. Die Beobachtungen an Kranken, die an Krankheiten im zentralen Nervensystem leiden, und die Zusammenstellung dieser Beobachtungen mit dem Sektionsbefund post mortem.

Die betreffenden Beobachtungen können ihrerseits zweierlei Art sein, nämlich:

α. Der Kranke lebt so lange, daß in den Rückenmarkssträngen die Türck-Wallersche Degeneration ausgebildet wird. Diese gibt dann in derselben Weise wie die auf die Markscheidenentwicklung begründete Methode Aufschluß über den Verlauf der Leitungsbahnen. Vgl. Figur 165, in welcher die nach einer Läsion der Großhirnrinde auftretende Degeneration der langen motorischen Rückenmarksbahnen dargestellt ist.

β. Auch wenn der Kranke nicht so lange lebt, daß eine deutliche Degeneration sich ausbilden kann, so gibt doch die Zusammenstellung der Symptome mit der Rückenmarksläsion insofern über die Leitungsbahnen Aufschluß, als sie z. B. zeigt, ob eine Bahn im Rückenmark gleichseitig oder gekreuzt verläuft.

C. Die experimentell-physiologischen Methoden. Unter diesen sind zu erwähnen:

4. Die partielle Durchtrennung des Rückenmarkes auf verschiedener Höhe, wobei das Tier am Leben bleibt. Die nach der Operation erscheinenden Störungen geben in ganz derselben Weise wie die klinischen Beobachtungen (3, β) über den Verlauf der Leitungsbahnen Aufschluß. Ferner können die dabei auftretenden Degenerationen in derselben Weise wie die entsprechenden Beobachtungen am Menschen (3, α) für die vorliegende Aufgabe verwertet werden. Endlich kann man nach der partiellen Durchtrennung des Rückenmarkes durch eine höher, z. B. an der Großhirnrinde angebrachte Reizung untersuchen, ob zentrifugale Leitungsbahnen durch den Schnitt unterbrochen sind oder nicht.

5. Die elektrische Methode, welche besonders durch Gotch und Horsley ausgebildet ist. Diese stützt sich auf die Tatsache, daß auch im zentralen Nervensystem Aktionsströme bei der Erregung vorkommen. Man untersucht nun die Stärke der Aktionsströme bei Reizung verschiedener Teile des Rückenmarkes und unter Anwendung zweckmäßig gelegter partieller Durchschneidungen (vgl. Fig. 166).

6. Die Guddensche Methode (vgl. II, S. 320).

Im folgenden werde ich in erster Linie die wichtigsten anatomischen Angaben über die Leitungsbahnen des Rückenmarkes in größter Kürze und unter Ausschluß aller Einzelheiten zusammenstellen, um dann die entsprechenden klinischen und physiologischen Erfahrungen zu erörtern.

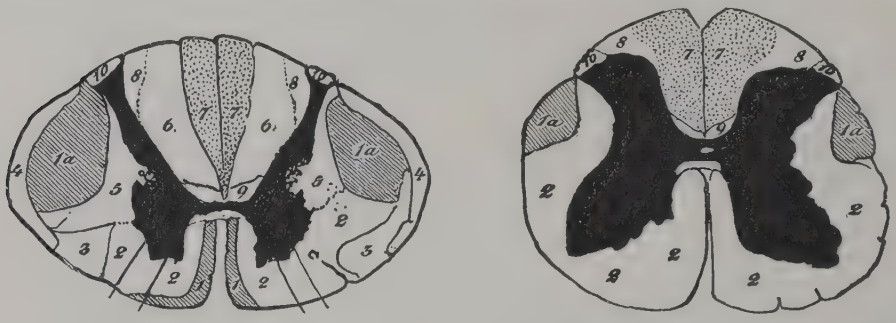
c. Die anatomischen Angaben über die Leitungsbahnen im Rückenmark (vgl. Figur 167 und 168).

Als zentripetale Leitungsbahnen bezeichne ich hier und im folgenden alle diejenigen Bahnen, welche eine Erregung von niederen zu höheren Nervenzentren übertragen, und als zentrifugale Leitungsbahnen alle diejenigen, welche die Erregung von höheren zu niederen Nervenzentren übertragen. Zu jenen führe ich außerdem alle die Bahnen, welche den

Übergang einer zentripetalen Erregung auf eine zentrifugale Leitungsbahn übermitteln.

1. Die vorderen Wurzeln entspringen aus den Ganglienzellen der gleichseitigen Vorderhörner, nach einigen Autoren zum geringen Teil auch aus den gekreuzten.

Unter den sekundären zentrifugalen Leitungsbahnen sind die von der Großhirnrinde herabsteigenden Pyramidenbahnen (die Tractus corticospinales), die sich mit den Vorderhornzellen entweder direkt oder nach einigen Autoren nur unter Vermittlung von Schaltzellen verbinden, die wichtigsten. Im Kopfmarke erleiden sie zum größten Teil eine Kreuzung (Pyramidenkreuzung) und verlaufen dann unter ständiger Abgabe von Kollateralen in den Pyramiden-Seitensträngen nach unten. Eine größere oder geringere Zahl von den Pyramidenfasern nimmt indes an der



Figur 167 und 168. Schnitt durch das Zervikal- und das Lumbalmark mit Einzeichnung der ungefähren Grenzen zwischen den einzelnen Abteilungen des Markmantels, nach Edinger. *1a*, Pyramiden-Seitenstrangbahn; *1*, Pyramiden-Vorderstrangbahn; *2*, Grundbündel der Vorder-Seitenstränge; *3*, ventrale Kleinhirn-Seitenstrangbahn; *4*, dorsale Kleinhirn-Seitenstrangbahn; *5*, seitliche Grenzschicht der grauen Substanz; *6*, Burdachsche Hinterstränge; *7*, Gollsche Hinterstränge; *8*, Wurzeleintrittszone; *9*, ventrales Feld der Hinterstränge; *10*, Randzone.

Pyramidenkreuzung nicht teil, sondern steigt ungekreuzt in den Pyramiden-Vordersträngen, zu einem ganz kleinen Teil auch in den Pyramiden-Seitensträngen, nach abwärts. Diese Fasern senden eine größere oder geringere Anzahl Fasern nach der gekreuzten Rückenmarkshälfte. Die übrigbleibenden, ungekreuzten Fasern stellen eine Verbindung des Gehirns mit der Muskulatur der gleichen Körperhälfte dar. Die Pyramiden-Vorderstränge lassen sich nur etwa bis in die Mitte des Brustmarkes oder ausnahmsweise bis in das Lendenmark verfolgen.

Ventral von den Pyramiden-Seitensträngen verläuft ein anderes Bündel langer Fasern, Monakows Bündel (Tractus rubro-spinalis), welches dem roten Kern der Haube auf der gekreuzten Seite entstammt. Andere lange zentrifugale Bahnen sind der aus Zellen im Dache des Mittelhirns entstammende Tractus tecto-spinalis, welcher gekreuzt im Vorder- und ungekreuzt im Seitenstrange zieht, sowie der Tractus vestibulo-spinalis, welcher aus dem Deitersschen Kern entspringt und sich in den Vordersträngen des Rückenmarkes findet.

Es ist möglich, daß die motorischen Fasern innerhalb des Rückenmarksquerschnitts nicht unregelmäßig zerstreut sind, sondern so verlaufen, daß Nerven, die sich auf eine und dieselbe Muskelgruppe beziehen, ein mehr oder weniger scharf abgegrenztes Bündel bilden (Fabritius).

2. Wie wir schon gesehen haben, vermag auch beim isolierten Rückenmark die Reizung eines einzigen zentripetalen Nerven eine große Anzahl zentrifugaler Nerven reflektorisch in Tätigkeit zu versetzen. Es muß also die Verknüpfung zentripetaler Nerven mit den Ursprungszellen der zentrifugalen Nerven eine sehr mannigfache sein. Dies läßt uns von vornherein annehmen, daß die zentripetalen Leitungsbahnen im Rückenmark wie im zentralen Nervensystem überhaupt viel verwickelter als die zentrifugalen sein müssen, was auch durch die Erfahrung genügend bestätigt wird.

Die in den hinteren Wurzeln in das Rückenmark eintretenden, den Nervenzellen der Spinalganglien entstammenden Nervenfasern teilen sich, zum großen Teil wenigstens, sogleich nach ihrem Eintritt ins Rückenmark in einen aufsteigenden und einen kurzen absteigenden Ast und bilden den Hauptbestandteil der Hinterstränge des Rückenmarkes.

Aus den Hintersträngen treten teils einige Stammfasern der hinteren Wurzeln, teils ihre Kollateralen in die graue Substanz des Rückenmarkes ein und vereinigen sich mit Zellen, die fast über den ganzen Querschnitt der grauen Substanz derselben Seite verbreitet sind. Hierher gehören die Zellen in den Vorder- und Hinterhörnern und in der Substantia gelatinosa, die Zellen der Clarkeschen Säulen, sowie Kommissurenzellen, deren Achsenzylinderausläufer nach dem gekreuzten Vorder-Seitenstrang gehen und dort zentralwärts aufsteigen. Es wird auch angegeben, daß einige Fasern durch die hintere Kommissur nach den Zellen des gekreuzten Hinterhorns abgegeben werden.

Andere Stammfasern der hinteren Wurzeln steigen durch die ganze Höhe des Rückenmarkes im Hinterstrang nach oben, und zwar ohne auf die entgegengesetzte Seite überzugehen. Hierbei verändern die betreffenden Fasern insofern ihre Lage, als sie, je höher hinauf sie kommen, um so mehr medianwärts geschoben werden, so daß der mediale Teil des Hinterstranges in den proximalen Abschnitten des Rückenmarkes die Fortsetzungen der hinteren lumbo-sakralen und distalen Brustwurzeln enthält, während die proximalen Brustwurzeln usw. nach außen von diesen liegen. Im proximalen Teil des Rückenmarkes trennen sich diese verschiedenen Abschnitte der Hinterstränge durch ein stärkeres bindegewebiges Septum auch äußerlich; der mediale Abschnitt wird als Golls Strang, der laterale als Burdachs Strang bezeichnet. Die Fasern der Gollschen Stränge endigen in den Kernen der zarten Stränge, die der Burdachschen Stränge in den Kernen der Keilstränge; es wird auch angegeben, daß Fasern aus beiden Strängen nach dem Kleinhirn direkt übergehen und dort endigen.

Die sekundären zentripetalen Bahnen entstehen aus den Ganglienzellen, mit welchen die Stammfasern und die Kollateralen der hinteren Wurzeln in

irgendeiner Weise zusammenhängen. Unter diesen sind folgende näher bekannt.

Die Nervenfortsätze der Kerne der zarten Stränge und der Keilstränge schlagen zwei verschiedene Wege ein, indem sie teils nach im Kopfmarke stattgefundener Kreuzung in der medialen Schleife zum Mittel- und Zwischenhirn sich begeben, teils ungekreuzt als Anteil des Corpus restiforme nach dem Kleinhirn ziehen.

Aus den Zellen der Hinterhörner entstehen lange, sekundäre zentripetale Bahnen, welche in die entgegengesetzte Rückenmarkshälfte übergehen, dort im Vorder-Seitenstrang verlaufen und von hier durch die lateralen Abschnitte der medialen Schleife zum vorderen Vierhügel und Thalamus, wo sie endigen, gehen.

Die Zellen der Clarkeschen Säulen stellen den Ursprung der dorsalen Kleinhirn-Seitenstrangbahn (Flechsigs Bündel) dar. Die zu dieser Bahn gehörigen Fasern sind teils mit den übrigen Fasersystemen im hinteren Teile der Seitenstränge zerstreut, teils bilden sie ein kompaktes Bündel in der Peripherie des hinteren Teils des gleichseitigen Seitenstranges; sie gehen durch den unteren Kleinhirnschenkel zum Kleinhirn und können dort bis zum Oberwurm verfolgt werden. Ein Teil dieser Fasern soll im Kopfmark endigen.

Aus anderen Zellen der grauen Substanz entspringen lange Fasern, welche in den ventralen Abschnitt des gleichseitigen und gekreuzten Seitenstranges übergehen (ventrale Kleinhirn-Seitenstrangbahn, Gowers' Bündel), mit der dorsalen Kleinhirn-Seitenstrangbahn nach aufwärts verlaufen, frontalwärts von der Brücke sich umbiegen und mit den vorderen Kleinhirnschenkeln in das Kleinhirn senken.

Die bis jetzt besprochenen Bahnen — die Pyramidenbahnen, das Monakowsche Bündel, die Tractus tecto-spinalis und vestibulo-spinalis sowie die Gollschen und Burdachschen Stränge, die dorsale und ventrale Kleinhirn-Seitenstrangbahn — stellen Verbindungen weit entfernter Abschnitte des zentralen Nervensystems dar. Hinsichtlich ihrer Lage im Rückenmarksquerschnitt sei nach Flatau darauf aufmerksam gemacht, daß sie nach einer der Randzonen der Rückenmarksstränge streben. Wenn diese Randzone in einer gegebenen Rückenmarkshöhe durch ein anderes, meistens kompakteres Bündel in Anspruch genommen wird, so halten sich die anderen langen Fasern an dieses kompakte Bündel. Sobald aber letzteres aus dem Felde verschwindet und somit einen freien Platz an der Randzone einräumt, so lagern sich die früher seitwärts liegenden Fasern an den Rand und behalten diese Lage bis zu ihrer Umbiegung nach der grauen Substanz.

Die inneren Zonen der weißen Stränge sind wesentlich von kürzeren oder längeren auf- oder absteigenden Bahnen eingenommen, welche verschiedene Rückenmarksquerschnitte untereinander in Verbindung setzen. Einige dieser Bahnen entstehen aus multipolaren, weit verbreiteten Zellen

(Strangzellen), welche ihren Achsenzylinder in den gleichseitigen oder in den gekreuzten Vorder-Seitenstrang entsenden. Hier geben die betreffenden Fasern Kollateralen ab, welche sich wieder in die graue Substanz begeben und dort um andere Zellen herum aufsplittern. Andere derartige Fasern verlaufen in den Hintersträngen und finden sich dort hauptsächlich in dem ventralsten Abschnitt.

Als weitere Verbindungsglieder sind noch Zellen zu nennen, deren Achsenzylinder in keine Längsbahn oder Wurzelfaser übergehen, sondern sich gleich nach ihrem Ursprunge außerordentlich fein verzweigen. Solche Zellen liegen überall über dem Querschnitte verbreitet, sind aber in der Gegend nahe dem Hinterhorne und in diesem selbst besonders reichlich.

Aus der vorhergehenden Darstellung geht hervor, daß unter den Strängen des Rückenmarkes die Vorder-Seitenstränge die wichtigsten sind. In denselben haben wir, außer den als besondere Systeme deutlich hervortretenden Pyramiden-Seiten- und -Vorderstrangbahnen, dorsalen und ventralen Kleinhirn-Seitenstrangbahnen und dem Monakowschen Bündel, in den Vorder-Seitenstrangresten die wichtigsten zentripetalen Leitungsbahnen zum Gehirn, die Tractus tecto-spinalis und vestibulospinalis sowie die wichtigsten Kommissurenfasern, welche verschiedene Niveaus des Rückenmarkes untereinander verbinden.

d. Experimentelle und klinische Erfahrungen über die Leitungsbahnen im Rückenmark.

Die Frage, die sich bei den experimentellen und klinischen Untersuchungen über die Leitungsbahnen im Rückenmark in erster Linie aufgestellt hat, ist die, ob diese Bahnen sich im Rückenmark kreuzen oder nicht. Als zweite Frage kommt dann die, in welchen Strängen die betreffenden Bahnen verlaufen.

Vielerlei Umstände, wie die Schwierigkeit bei Tierversuchen, den beabsichtigten Schnitt genau zu führen, die Unsicherheit bei der Beobachtung der nach dieser Operation erfolgenden Störungen der Sensibilität und der Motilität, lassen uns unschwer begreifen, daß die Angaben verschiedener Autoren über die Resultate der Tierversuche vielfach differieren. Die Beobachtungen an kranken Menschen sind natürlich in mehrfacher Hinsicht geeignet, diese Erfahrungen zu vervollständigen: hier begegnen wir indessen dem Übelstand, daß die durch Krankheit oder Unglücksfall hervorgerufene Läsion des Rückenmarkes selten oder nie so genau abgegrenzt ist, daß daraus ganz unzweideutige Resultate gezogen werden könnten. Die folgende Zusammenstellung ist daher wesentlich als eine schematisierende aufzufassen und bezieht sich nur auf die langen Bahnen, da wir über die Aufgabe der kurzen, verschiedene Niveaus des Rückenmarkes untereinander verbindenden Bahnen kaum mehr als Annahmen aufstellen können.

1. Die zentrifugalen Leitungsbahnen. Wenn man an einem Hunde eine Hemisektion des Rückenmarkes macht, so sind die gleichseitigen Muskeln, deren Nerven unterhalb des Schnittes vom Rückenmark austreten, unmittelbar nach der Operation gelähmt, während die Muskeln der gekreuzten Seite völlig leistungsfähig erhalten sind. Die Hemisektion scheint also eine wichtige gleichseitig verlaufende Leitungsbahn durchgetrennt zu haben.

Diese Lähmung ist aber nicht definitiv, sondern geht allmählich mehr oder weniger vollständig vorüber, und zwar ist der Grad der Retablierung wie auch der der primären Lähmung bei verschiedenen Muskelgruppen von dem Ort der Hemisektion wesentlich abhängig. So bewirkt eine Hemisektion im Halsmarke an der Vorderpfote eine größere Störung als an der Hinterpfote. In beiden Extremitäten findet allerdings eine Retablierung statt; diese ist aber in der hinteren Extremität vollständiger und tritt früher ein als in der vorderen Extremität. Bei Hemisektion des Brustmarkes dauern die Bewegungsstörungen in der hinteren Extremität länger, und die Retablierung ist weniger vollständig als bei der Hemisektion im Halsmark. Je mehr distal die Hemisektion gelegt wird, um so bedeutender und länger andauernder werden die Bewegungsstörungen und um so geringer die nachfolgende Retablierung.

Aus diesen Erfahrungen können wir also den Schluß ziehen, daß beim Hunde die motorischen Leitungsbahnen sowohl in direkten wie in gekreuzten Bahnen verlaufen, sowie daß jene unter normalen Verhältnissen die wichtigeren sind. Wenn die direkten Bahnen ausgeschaltet sind, so übernehmen es die gekreuzten, die Erregung fortzupflanzen: je näher an der Austrittsstelle der betreffenden Nerven, um so vollständiger ist das Hinübertreten der gekreuzten Bahnen schon erfolgt, und um so stärker sind daher die Störungen.

Wenn man an einem Hund im Brustmark eine Hemisektion gemacht hat und die dadurch hervorgerufenen Bewegungsstörungen sich schon ausgeglichen haben, so ruft eine höher gelegte Hemisektion an der gekreuzten Seite oder ein sagittaler Schnitt in der Mittellinie des Rückenmarkes die früheren Störungen wieder hervor: in beiden Fällen sind die gekreuzten Bahnen durch die zweite Operation ausgeschaltet worden.

Die Wege, auf welchen die motorische Erregung im Rückenmark fortgepflanzt wird, scheinen indes viel komplizierter zu sein, als man sich nach den bis jetzt erwähnten Erfahrungen vorstellen sollte. Denn nach einer Hemisektion auf der einen und einer etwas tieferen auf der anderen Seite wird nicht die Motilität dauernd aufgehoben. Dagegen wurden nach drei wechselständigen Hemisektionen die Bewegungen stark gestört (Osawa).

Die Erfahrungen über die Bewegungsstörungen nach halbseitiger Durchtrennung des Rückenmarkes beim Menschen lassen sich, nach Kocher, folgendermaßen zusammenfassen. Auf der verletzten Seite besteht eine motorische Paralyse, sofort in größter Intensität eintretend, in der Regel im Verlauf von Tagen oder Wochen abnehmend und, soweit nicht Zerstörung von Vorderhornkernen auf beschränkten Querschnitten im Spiele ist, sich so weit zurückbildend, daß bloß eine gewisse Schwäche zurückbleibt. Die tiefe Kreuzung kurz vor dem Austritt der entsprechenden Nerven spielt eine größere Rolle für das Bein als für den Arm.

Nach den anatomischen Tatsachen ist es unzweifelhaft, daß die motorischen Bahnen sowohl in den Pyramiden-Seitensträngen und im Monakowschen Bündel als auch in den Pyramiden-Vordersträngen laufen. Dementsprechend finden wir auch angegeben, daß Durchschneidung aller Teile des Rückenmarkes mit Ausnahme der Seitenstränge nur eine geringe Herab-

setzung der Motilität bewirkt, sowie daß auf der anderen Seite die Durchschneidung der Seitenstränge allein die Motilität nicht definitiv aufhebt und daß sie sich allmählich ziemlich vollkommen wieder einstellt. Die oben erwähnten Erfahrungen Osawas zeigen indes, daß nebst diesen Bahnen auch andere zentrifugalleitende Bahnen vom Gehirn nach dem Rückenmark verlaufen.

Über den Verlauf der Leitungsbahnen für die vegetativen Verrichtungen besitzen wir unter anderem folgende Angaben. Die vasokonstriktorischen Nerven verlaufen sowohl in gleichseitigen als auch in gekreuzten Bahnen; jene scheinen die stärkeren zu sein. Beiderseitig laufen ferner die Bahnen zu der Blase und dem Mastdarm; diese genügen auf jeder Seite zur motorischen Innervation der ganzen Blase und des ganzen Mastdarmes. Es kann also auf der einen Seite diese Bahn lädiert sein ohne jegliche Funktionsstörung seitens der Blase und des Mastdarmes. Endlich verlaufen die sympathischen Fasern zum Auge und zur Gesichtshälfte derselben Seite ungekreuzt durch das ganze Halsmark herunter. Die Lähmung nach Zerstörung dieser Bahn scheint eine bleibende zu sein, wenn sie auch graduell abnimmt (Kocher).

2. Die zentripetalen Leitungsbahnen. Unter diesen sind die Bahnen der Bewegungsempfindungen verhältnismäßig am besten bekannt. Schon längst weiß man, daß bei gewissen Rückenmarkserkrankungen beim Menschen Störungen des Bewegungssinnes ohne andere Sensibilitätsstörungen auftreten (Ataxie, vgl. II, S. 117). Als Sitz der Erkrankung hat die pathologische Anatomie die Hinterstränge mit Ausnahme ihrer ventralen Felder nachgewiesen. Wir können daher sagen, daß die Bahnen der Bewegungsempfindungen zum Teil wenigstens in den Hintersträngen verlaufen. Diese Bahnen verlaufen im Rückenmark ungekreuzt, und ein Ersatz von der anderen Seite kommt spät, wenn überhaupt zustande.

Beim Hunde bleibt dagegen nach Durchschneidung der Hinterstränge nicht nur die Schmerzempfindung, sondern auch die grobe Empfindung für Berührung und Lage sowie das grobe Lokalisationsvermögen erhalten. Im Gange und in den feineren isolierten Bewegungen lassen sich keine Störungen nachweisen (Borchert).

Die Frage, in welcher Weise die verschiedenen von der Haut ausgelösten Eindrücke durch das Rückenmark fortgepflanzt werden, ist viel schwieriger zu beantworten.

Für dieselbe ist die Lehre von Brown-Séquard, daß die Leitung der Empfindung völlig gekreuzt stattfindet, lange Zeit maßgebend gewesen. Bei einer Hemisektion im Zervikalmark beobachtete nämlich Brown-Séquard an der verletzten Seite gesteigerte Empfindlichkeit (Hyperästhesie) des Stammes und der Gliedmaßen gegen Berührung, Stich, Hitze, Kälte usw., während auf der gekreuzten Körperseite Anästhesie für alle Empfindungsqualitäten mit Ausnahme des Muskelgefühls auftrat.

Die folgenden Forscher, die sich mit diesem Gegenstand experimentell beschäftigten, haben vielfach Ergebnisse erwähnt, welche sowohl von denjenigen Brown-Séquards als auch untereinander wesentlich abweichen. So geben Woroschiloff und Miescher an, daß die sensiblen Bahnen hauptsächlich, aber nicht ausschließlich gekreuzt verlaufen, während van Deen und Stilling finden, daß die gekreuzten und gleichseitigen Bahnen gleichstark sind, und wieder andere sich vorstellen, daß diese Bahnen zum größten Teil (v. Bezold, Mott) oder ganz und gar (Chauveau) ungekreuzt verlaufen. Auch Brown-Séquard selbst ist von der Annahme einer totalen Kreuzung zurückgekommen und hat

zuletzt die Ansicht vertreten, daß die gekreuzte Anästhesie auf einer Hemmung beruhe, was unter anderem daraus hervorgehen sollte, daß die durch eine Hemisektion im Brustmarke bewirkte Anästhesie der hinteren Extremität verschwindet, wenn der zugehörige Ischiadicus leicht gedehnt wird.

Ich kann alle diese Angaben hier nicht näher besprechen und werde mich daher nur auf die Wiedergabe der auf ein reichhaltiges eigenes Material gestützten, von Kocher gegebenen Darstellung beschränken. Nach dieser findet man beim Menschen nach einer Hemiläsion des Rückenmarkes auf der verletzten Seite in der Tat eine Hyperästhesie für Berührung und Schmerz, in vielen Fällen auch für Wärme und Kälte, ja sogar auch in den tieferen Teilen, so daß die Bewegungen der Glieder sehr schmerzhaft sind. Auf der gekreuzten Körperseite tritt eine Herabsetzung der Empfindung in der einen oder anderen Form als Regel hervor. Sie schwankt aber ihrer Intensität und Qualität nach, was offenbar von Abweichungen in der Ausdehnung der Verletzung abhängig ist. Entweder ist die Empfindung für jede Art von Gefühl völlig aufgehoben, oder ist (relativ oft) die Tastempfindung erhalten oder bloß die Schmerzempfindung herabgesetzt; mit dieser ist die Empfindung von Wärme und Kälte gewöhnlich aufgehoben.

Weder auf der verletzten, noch auf der gekreuzten Seite sind aber diese Störungen der Sensibilität definitiv. Auf der verletzten Seite geht die Hyperästhesie wieder zurück, auf der gekreuzten verschwindet die Empfindungsstörung allmählich, wenn auch die Erregbarkeit hier längere Zeit hindurch etwas herabgesetzt sein kann. Der Wiedereintritt der Schmerzempfindung kann dem Erwachen der Berührungsempfindung vorangehen, diese der Temperaturempfindung, und dabei kann das Gefühl für Wärme zuerst und das für Kälte später zurückkehren. Die hier stattfindenden Variationen der Symptome sind wohl auf Unterschiede hinsichtlich der Ausbreitung der Läsion zurückzuführen.

Betreffend die Bahnen, in welchen die verschiedenen Hautempfindungen durch das Rückenmark fortgepflanzt werden, ist Petrén durch eingehende Erörterung der vorliegenden klinischen Beobachtungen zu folgendem Schlusse gekommen.

Der Drucksinn verfügt im Rückenmarke über zwei Bahnen: die eine verläuft ungekreuzt im Hinterstrange und stellt die direkte Fortsetzung der hinteren Wurzelfasern dar; die andere Bahn geht zuerst durch das Hinterhorn derselben Seite, kreuzt sich dann vollständig in der Mittellinie und steigt nun wahrscheinlich als ein Teil der Gowersschen Bahn im Seitenstrange nach oben.

Auch der Muskelsinn verfügt über zwei Bahnen, die beide ungekreuzt laufen, die eine im Hinterstrange, die andere in der Kleinhirnseitenstrangbahn. Sowohl für den Druck- als für den Muskelsinn gilt, daß die entsprechenden Bahnen einander so gut ersetzen können, daß der Wegfall der einen keine nachweisbare Störung der betreffenden Empfindungen zur Folge hat.

Die Bahnen des Schmerzsinns und der Temperatursinne verlaufen im gekreuzten Seitenstrang zusammen mit der daselbst befindlichen Bahn für den Tastsinn.

Dafür, daß die Leitung der sensiblen Eindrücke allerart inkl. der Bewegungsempfindungen, insofern es direkte, in der grauen Substanz nicht unterbrochene Fasern betrifft, zum großen Teil wenigstens in gleichseitigen Bahnen erfolgt, sprechen die Versuche, welche von Gotch und Horsley über die Aktionsströme des Rückenmarkes ausgeführt worden sind (vgl. II, S. 355). Sie reizten einen Lumbalnerven und bestimmten den Aktionsstrom im unteren Teil des Brustmarkes teils nach Durchtrennung verschiedener Rückenmarksstränge, teils bei unversehrtem Rückenmarksstück. Wenn der Aktionsstrom im letzten Falle gleich 100 gesetzt und die Stärke desselben als relatives Maß für die Zahl der ununterbrochenen, durchgehenden Fasern aufgefaßt wird, so finden sich unter diesen auf der gereizten Seite im Hinterstrang 60 Proz. und im Seitenstrang 20 Proz., während die gekreuzte Hälfte nur 20 Proz. der Fasern enthält, und zwar im Hinterstrang 15 Proz. und im Seitenstrang 5 Proz.

Dementsprechend beobachteten Gotch und Horsley bei Reizung der verschiedenen Stränge des Rückenmarkes und Ableitung der hinteren Wurzel, daß der bei weitem stärkste Ausschlag bei Reizung des gleichseitigen Hinterstranges erhalten wurde; bei Reizung des gekreuzten Hinterstranges war die Wirkung beträchtlich geringer, und noch geringer bei Reizung der Seitenstränge (an derselben und an der entgegengesetzten Seite).

Der Stensonsche Versuch ergibt, wie schon oben (II, S. 328) angeführt, daß nach Aufheben der Blutzufuhr zum Lumbalmarke nicht allein die Motilität, sondern auch die Sensibilität des Hinterkörpers verloren geht. Da nun, nach allem was wir in dieser Beziehung wissen, die Nervenfasern und also wohl auch die Leitungsbahnen im Rückenmark nur in geringem Grade von der Blutzufuhr abhängig sind, muß die Unempfindlichkeit des Tieres in diesem Versuche davon bedingt sein, daß durch die Anämie gewisse in der sensiblen Leitungsbahn eingeschaltete Ganglienzellen erlahmt werden. Man könnte an die Zellen der Spinalganglien denken, Langendorff hat indes nachgewiesen, daß diese hierbei keine Rolle spielen, weil sich die Anästhesie auch auf die hinteren Wurzeln zentral vom Ganglion erstreckt. Auf Grund dieser Erfahrung und da im Stensonschen Versuch die Blutzufuhr nur zum unteren Teil des Rückenmarkes abgeschnitten ist, folgert Langendorff, daß die Leitungsbahnen für die Schmerz- und Berührungsempfindungen nicht weit von ihrem Eintritt ins Rückenmark von Ganglienzellen unterbrochen werden und also daselbst ihr nächstes Ende finden.

Wie sind aber die in unmittelbarem Anschluß an die Hemisektion bzw. -Läsion auftretenden Störungen und ihr allmählich stattfindender Ausgleich zu erklären?

Die anfängliche Analgesie auf der gekreuzten Seite wird wohl zum Teil wenigstens dadurch bewirkt, daß sich die Leitungsbahnen der Schmerzempfindungen unter Vermittlung der Ganglienzellen in der grauen Substanz kreuzen; die Rückkehr der Schmerzempfindungen wäre dann die Folge davon, daß gleichseitige (kürzere?) Bahnen die Leitung dieser Eindrücke in größerem Umfang übernommen haben.

Die Hyperästhesie auf der Seite der Läsion könnte möglicherweise durch eine infolge des Eingriffes entstandene entzündliche Reizung erklärt werden, wie auch ihr Verschwinden vom Verschwinden dieser Reizung bedingt sein könnte. Diese Erklärung scheint indes nicht ausreichend zu sein, denn man würde dann erwarten, daß auch Körpergebiete, welche von Nerven versorgt werden, die vor dem Orte der Läsion aus dem Rückenmark austreten, wenigstens Spuren der Hyperästhesie zeigen würden, was indes nicht immer der Fall ist.

Eine andere Erklärungsmöglichkeit ist von Martinotti aufgestellt worden. Wenn man an einem Kaninchen die hintere innere Abteilung des Seitenstranges von dem Ausschnitt zwischen Vorder- und Hinterhorn dem letzteren entlang bis zur Oberfläche des

Markes durchschneidet, so tritt auf der operierten Seite eine Hyperästhesie ein, welche sich ganz wie die soeben beschriebene verhält und von keinerlei sensibler Lähmung begleitet ist. Hieraus zieht Martinotti den Schluß, daß der Schnitt einen Widerstand beseitigt welcher gewisse Nerven daran verhindert, auf die nervösen Zentralorgane mit der vollen Kraft zu wirken, wie es vermöge ihres jeweiligen Erregungsgrades möglich gewesen wäre, daß mit anderen Worten der Schnitt eine Bahn hemmender Nerven ausgeschaltet habe (vgl. II, S. 339).

Weitere Beweise fehlen auch dieser Auffassung, und es ist nicht unmöglich, daß die anfängliche Hyperästhesie bei Hemiläsionen des Rückenmarkes mit den Goltzschen Anschauungen über die Hemmungsvorgänge im zentralen Nervensystem in Übereinstimmung gebracht werden könnte. Da sich nämlich verschiedene Nervenerregungen, wenn sie gleichzeitig stattfinden, unter Umständen aufheben, so könnte die Ausschaltung einer größeren Zahl solcher Erregungen zur Folge haben, daß die noch zurückgebliebenen unbehindert von anderen Einwirkungen eine stärkere Tätigkeit im zentralen Nervensystem auslösten (vgl. II, S. 338). Daß auch diese Hypothese keine sehr feste Grundlage hat, ist einleuchtend.

Endlich sucht Kocher die betreffende Erscheinung durch folgende Überlegung zu erklären. Wird die eine Rückenmarkshälfte getrennt, so wird der Hauptteil der berührungsleitenden Fasern mitgetrennt. Die gekreuzten Fasern müssen also die Leitung der Erregung allein übernehmen. Diese haben aber zum größten Teil indirekte Leitung, indem sie die graue Substanz passieren, welche als Summationsorgan wirkend die Berührungsempfindung zur Schmerzempfindung steigert. Berührung wird also zunächst als Schmerz empfunden, bis die Leitung der Berührungsempfindung von gekreuzten sensiblen Bahnen, welche nicht in der grauen Substanz unterbrochen sind, übernommen wird. Damit stimmt überein, daß im Beginn einer einseitigen Affektion Anästhesie und bei völliger Zerstörung Hyperästhesie auftreten kann.

DREIUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Die Physiologie des Hirnstammes.

§ 1. Allgemeine Übersicht.

Obwohl es sich unschwer nachweisen läßt, daß sogar die Großhirnrinde auf Verrichtungen einwirkt, welche von unserem Willen ganz unabhängig sind, und es also nicht in Frage gestellt werden kann, daß die höchsten Teile des zentralen Nervensystems ihren Einfluß auf sämtliche Organe des Körpers ausüben können, hat indes die Erfahrung gelehrt, daß die Bedeutung dieses Einflusses bei den verschiedenen Gehirnabschnitten sehr verschieden ist, und wir müssen ihnen daher für verschiedene Verrichtungen eine sehr verschiedene Dignität zuschreiben. Für die rein körperlichen Verrichtungen, vor allem diejenigen, welche, wie Kreislauf, Atmung, Verdauung usw., für das Erhalten des Lebens am allerwichtigsten sind, spielen die niederen Teile des Gehirns, insbesondere das Kopfmark, die

wichtigste Rolle, während das Großhirn aus guten Gründen als materielles Substrat der bewußten Vorgänge erachtet wird.

Die umfassenden Aufgaben des Gehirns bedingen eine ungemein mannigfache Zusammenknüpfung verschiedener Nervenbahnen, infolgedessen der Bau des Gehirns außerordentlich verwickelt ist. Dadurch entstehen sowohl für die anatomische als auch für die physiologische und klinische Forschung sehr große Schwierigkeiten, welche man bis jetzt nur sehr unvollkommen hat überwinden können. Unsere Kenntnisse von den Leistungen des Gehirns und seiner verschiedenen Abschnitte sind daher noch sehr mangelhaft und die Angaben in vielen der wichtigsten Punkte einander widersprechend.

a. Methodisches.

Die Methoden, welche bei der Untersuchung über die Verrichtungen des Gehirns verwendet werden können, sind im allgemeinen denjenigen analog, die wir schon beim Studium des Rückenmarkes kennen gelernt haben, also die anatomische Untersuchung über den Bau des Gehirns, die künstliche Reizung, Durchtrennung oder Exstirpation verschiedener Hirnteile, die klinische Beobachtung kranker Menschen mit nachfolgender Sektion usw. Die zu überwindenden Schwierigkeiten sind aber, wegen der großen Kompliziertheit des Gegenstandes, hier noch viel größer als bei den entsprechenden Untersuchungen am Rückenmark.

Auch scheinen die nach der experimentellen Durchtrennung oder Exstirpation eines Gehirnteils auftretenden Shockwirkungen usw. (vgl. II, S. 348) nicht unwesentlich größer und länger dauernd zu sein, als die nach Durchtrennung des Rückenmarks erscheinenden. Ebenso wie dort kommt aber auch hier eine mehr oder weniger ausgiebige Zurückbildung vor, die teils auf das Verschwinden des Shockes zu beziehen ist, teils darauf beruht, daß andere Teile des zentralen Nervensystems die Verrichtungen des ausgeschalteten Teiles übernommen haben, wie wir dies auch bei der Ausschaltung gewisser zentripetaler Erregungen beobachten konnten (vgl. II, S. 119). Es bietet, wie selbstverständlich, nicht geringe Schwierigkeiten dar, die gegenseitige Bedeutung dieser beiden Momente in einem gegebenen Falle bestimmt herauszufinden. Nur so viel läßt sich immer aussagen, daß eine Verrichtung, welche nach Ausschaltung eines bestimmten Gehirnteils nicht definitiv aufgehoben wird, nicht ausschließlich wenigstens von diesem Gehirnteil beherrscht ist, sowie daß ein einziges positives Ergebnis hier von viel größerer Bedeutung ist, als noch so viele negative dies sein können. Die nach der Ausschaltung des einen oder anderen Teiles des Nervensystems verloren gegangenen Verrichtungen werden als Ausfallserscheinungen bezeichnet.

Die Durchtrennung oder Exstirpation eines Gehirnteils hat außerdem mit der Schwierigkeit zu kämpfen, daß gar zu leicht die Ausdehnung der Läsion zu gering oder zu groß wird, was natürlich die Ergebnisse vielfach trüben muß. Besonders bei Operationen am Hirnstamm ist dieser Übelstand von großer Bedeutung. Eigentlich sollten die Resultate einer solchen Operation immer durch eine sorgfältige anatomische Untersuchung kontrolliert werden — was aber durchaus nicht immer geschehen ist.

Bei einigen Gehirnteilen, wie besonders bei der Großhirnrinde ist es verhältnismäßig leicht, die künstliche, gewöhnlich elektrische Reizung tadelfrei auszuführen; bei anderen werden aber die Resultate gar zu leicht durch Stromschleifen unsicher gemacht, und bei den tieferen Teilen des Gehirns ist sie ohne durchgreifende Operationen überhaupt kaum möglich.

Die vergleichende Physiologie zeigt ganz entschieden, daß die Bedeutung der verschiedenen Gehirnteile bei verschiedenen Wirbeltieren nicht unerhebliche Verschiedenheiten darbietet. Unter solchen Umständen ist es nicht angezeigt, die an Tieren gemachten Erfahrungen ohne weiteres auf den Menschen zu übertragen, und es ist daher in hohem Grade wichtig, entsprechende Erfahrungen am Menschen zu gewinnen. Die verschiedensten Gehirnerkrankungen beim Menschen liefern uns das zu diesem Zwecke notwendige Material und vervollständigen in vielerlei Beziehungen unsere durch Tierversuche gewonnenen Kenntnisse.

Die Verwertung dieses Materials zu dem vorliegenden Zwecke muß indes mit großer Vorsicht und unter Berücksichtigung bestimmter Prinzipien stattfinden. Eine Geschwulst sitzt irgendwo im Gehirn, und es erscheinen allerlei Störungen in den körperlichen oder geistigen Verrichtungen des Kranken. Man ist aber nicht berechtigt, daraus ohne weiteres zu schließen, daß die betreffenden Störungen gerade von der Zerstörung derjenigen Gehirnstelle herrühen, wo die Geschwulst ihren Sitz hat, denn es kann der Fall sein, daß die Geschwulst den intrakraniellen Druck erhöht und dadurch Störungen in den Leistungen weit entfernter Gehirnteile indirekt hervorgerufen hat. — Oder es tritt eine plötzliche Blutung im Gehirn ein, der Kranke zeigt verschiedene schwere Störungen und stirbt innerhalb einiger Stunden. Dann ist es nicht gesagt, daß diese Störungen allein von dem Ausfall der durch die Blutung zerstörten Gehirnstelle herrühren, sie sind vielmehr ganz sicher zum Teil das Resultat der Shockwirkung und wären ohne Zweifel zu einem gewissen Grade zurückgegangen, wenn der Kranke länger am Leben geblieben wäre. Nur aus solchen Fällen, bei welchen keine Steigerung des intrakraniellen Druckes stattgefunden und der Kranke genügend lange nach Auftreten der Läsion gelebt hat, können also physiologisch wichtige Schlüsse gezogen werden.

Diese Andeutungen betreffend die bei der Untersuchung über die Verrichtungen des Gehirns zu befolgenden Prinzipien mögen für eine allgemeine Auffassung des Gegenstandes genügen. Bei der Darstellung der Physiologie der einzelnen Gehirnteile werde ich Gelegenheit haben, diese Grundsätze mehr im einzelnen zu erörtern.

b. Die Einteilung des Gehirns.

Auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen hat His das Gehirn in folgender Weise eingeteilt (vgl. Fig. 169).

Encephalon I—VI (Gehirn).
- Rhombencephalon I—III (Rautenhirn).
  - Myelencephalon I (Nachhirn).
    - I. Medulla oblongata (Kopfmark).
  - Metencephalon II (Hinterhirn).
    - II. 1. Pons (Hirnbrücke).
    - II. 2. Cerebellum (Kleinhirn).
  - Isthmus rhombencephali III.
- Cerebrum IV—VI (Großhirn).
  - Mesencephalon IV (Mittelhirn).
    - IV. 1. Pedunculi cerebri (Großhirnschenkel).
    - IV. 2. Corpora quadrigemina (Vierhügel).
  - Prosencephalon V und VI (Vorderhirn).
    - Diencephalon V (Zwischenhirn).
      - V. 1. Pars mamillaris hypothalami.
    - Thalamencephalon V. 2 bis V. 4.
      - V. 2. Thalamus (Sehhügel).
      - V. 3. Metathalamus.
      - V. 4. Epithalamus.

Telencephalon VI (Endhirn).
VI. 1. Pars optica hypothalami.
Hemisphaerium VI. 2. bis VI. 4.
VI. 2. Corpus striatum (Streifenhügel).
VI. 3. Rhinencephalon.
VI. 4. Pallium.

Die aus den distalen primären Hirnblasen inkl. des Zwischenhirns (V) hervorgegangenen Gehirnteile wurden früher dem Endhirn gegenüber gemeinschaftlich als Hirnstamm bezeichnet. Bei der Darstellung der Ver-

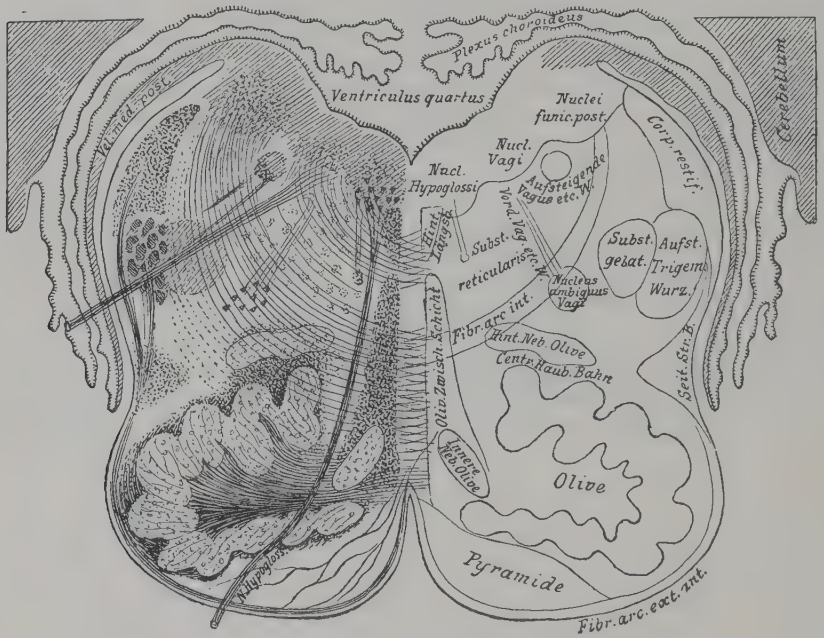
Figur 169. Mediandurchschnitt durch das Gehirn eines Erwachsenen, nach His. Die Ziffern beziehen sich auf die Tabelle im Text.

richtungen des Gehirns empfiehlt es sich aus mehreren Gründen, diese Einteilung fortfahrend zu benutzen und die aus dem Endhirn entwickelten Hirnteile wie früher Großhirn zu nennen.

§ 2. Das Kopfmark.

Das aus dem Nachhirn hervorgegangene Kopfmark erstreckt sich vom oberen Ende des Rückenmarkes bis zu dem hinteren Rande der Brücke und reicht an der dorsalen Seite etwa bis zum Abgang der Recessus laterales des IV. Ventrikels. Die Länge des Kopfmarkes beträgt auf der ventralen Seite 20—24 mm, auf der dorsalen 24—26 mm.

Die physiologische Bedeutung des Kopfmarkes liegt vor allem darin, daß hier die im Rückenmark verlaufenden zentripetalen und zentrifugalen Bahnen in einer noch viel umfassenderen Weise, als dies im Rückenmark selbst der Fall ist, untereinander sowie außerdem mit zerebralen Nerven und Leitungsbahnen in Verbindung gebracht werden. Hierdurch werden die aus dem Rückenmark austretenden zentrifugalen Nerven in einem viel erheblicheren Grade, als dies durch das Rückenmark an sich möglich ist, zu einer geordneten, gemeinschaftlichen Tätigkeit zusammengefaßt, was für die Leistungen des Körpers von durchgreifender Bedeutung ist.



Figur 170. Schnitt durch das Kopfmark, nach Edinger.

Es ist nicht möglich, die anatomischen Tatsachen betreffend den Ursprung und die Verbindungsweise der verschiedenen im Kopfmark und Gehirn überhaupt vorkommenden Leitungsbahnen hier zu besprechen, sondern muß in dieser Hinsicht auf die anatomischen Lehrbücher verwiesen werden.

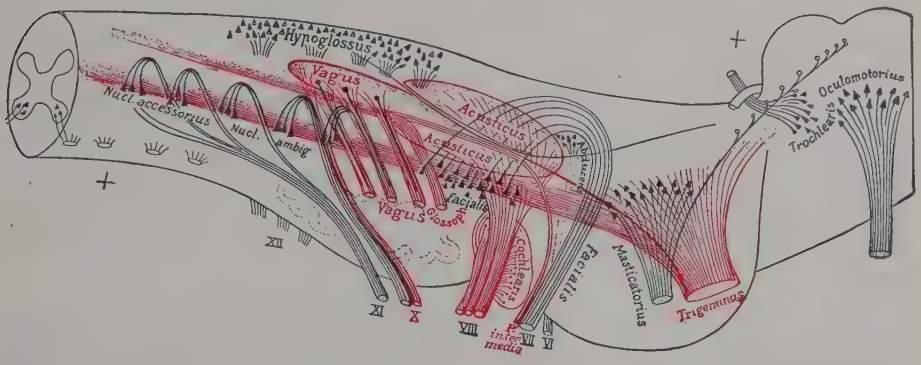
Unter den Zentren, welchen das Kopfmark diesen Einfluß verdankt, sind in erster Linie das Gefäßnervenzentrum und das Atmungszentrum zu nennen. Ich habe schon früher ihre physiologische Aufgabe und Wirkungsweise dargestellt (vgl. I, S. 335 und 460). Hierher gehört ferner das Brechzentrum (I, S. 413), durch welches die beim Brechakt beteiligten Muskeln zur gemeinschaftlichen Wirkung angeregt werden.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch für mehrere andere Verrichtungen, wie z. B. für die Gefäßerweiterung, die Zentren im Kopfmarke liegen; experimentelle Beweise dafür sind jedoch noch nicht beigebracht.

Wenn eine gewisse Stelle des Kopfmarkes mit einem stechenden Instrument lädiert wird, so bekommt das Tier Diabetes (Zuckerstich von Bernard, vgl. I, S. 518). Das Kopfmark spielt also bei der Regulierung des Zuckerumsatzes im Körper eine wesentliche Rolle.

Obgleich bei den höheren Wirbeltieren das Kopfmark, soviel jetzt bekannt, an sich es nicht vermag, die bei den Lokomotionsbewegungen notwendige Koordination der Skelettmuskeln zuwege zu bringen, erscheinen jedoch ausgebreitete motorische Effekte sowohl bei reflektorischer als bei automatischer Reizung unter seiner Mitwirkung leichter als beim isolierten Rückenmark, und es läßt sich wenigstens denken, daß dieser Einfluß des Kopfmarkes auf die Skelettmuskeln für ihre Leistungen bei der Wärmeregulierung des Körpers nicht ohne Bedeutung sein dürfte.

Diejenigen Teile des Kopfmarkes, durch welche die bis jetzt besprochenen und andere entsprechende Kombinationen bewirkt werden, haben wir, wie Edinger bemerkt, wahrscheinlich in den Gruppen von multipolaren Ganglienzellen zu suchen, welche in der Substantia reticularis des Kopf-



Figur 171. Die Lage der Hirnnervenkerne, nach Edinger. Das Kopfmark und die Brücke durchsichtig gedacht. Die Ursprungskerne der zentrifugalen Nerven sind schwarz, die Endkerne der zentripetalen Nerven rot.

markes zerstreut sind und von Bechterew als Nucleus reticularis tegmenti bezeichnet werden (vgl. Fig. 170).

Eine noch höhere physiologische Bedeutung bekommt das Kopfmark dadurch, daß es die Ursprungskerne vieler zentrifugaler Gehirnnerven, sowie die Endkerne enthält, um welche sich die zentralen Endigungen vieler zentripetaler Gehirnnerven aufsplittern. Die betreffenden Nerven (vgl. Fig. 171) sind von unten nach oben der Hypoglossus, Accessorius, Vagus, Glossopharyngeus, Acusticus, Facialis und Trigeminus — von welchen die drei letzten mit ihren Kernen allerdings nur zum Teil dem eigentlichen Kopfmark angehören.

Die in diesen Nerven enthaltenen zentrifugalen Nervenfasern versorgen die verschiedensten Organe des Körpers und zwar besonders solche, deren Leistungen für die vegetativen Verrichtungen am wichtigsten sind: Zunge; Speicheldrüsen, Schlundkopf, Speiseröhre, Magen und Darm; Kehlkopf, Luftröhre und Lungen; Herz und verschiedene Gefäße. Die entsprechenden zentripetalen Nervenfasern übertragen dem Kopfmark Er-

regungen von dem inneren Ohr, der Gesichtshaut, der Mundhöhlenschleimhaut inkl. der Zunge, dem Schlundkopf, der Speiseröhre, dem Magen und dem Darm; dem Kehlkopf, der Luftröhre und den Lungen; dem Herzen und der Aorta, welche Erregungen bei der Regulierung der in diesen und anderen Organen stattfindenden wichtigen Verrichtungen einen großen und bedeutungsvollen Einfluß ausüben.

Aus dem hier Mitgeteilten folgt, daß das Kopfmark auf folgende Verrichtungen wenigstens einen maßgebenden Einfluß ausübt: Speichelabsonderung, Zungenbewegungen, Schlucken, Magen- und Darmbewegungen, Erbrechen, Magensaft- und Bauchspeichelabsonderung; Stärke und Frequenz der Herzschläge, den Gefäßtonus und die Blutverteilung im Körper; die Atembewegungen und die Bewegungen des Kehlkopfes; sowie zu einem gewissen Grade wenigstens auch die Wärmeregulierung, sowohl durch seine Einwirkung auf die Blutgefäße, als auch durch seinen Einfluß auf die Skelettmuskeln; kurz die Zirkulation, die Verdauung, die Atmung und die Wärmeregulierung sind alle in einem jedenfalls sehr erheblichen Grade vom Kopfmark abhängig.

Einige von den hier kurz erwähnten Leistungen sind allerdings verhältnismäßig einfach und, wie z. B. die reflektorische Speichelsekretion, den einfacheren Rückenmarksreflexen ganz gleichzustellen. Andere aber, und zwar die meisten, sind sehr komplizierter Art, wie ein näheres Studium der Vorgänge beim Schlucken, bei der Atmung und bei der Verteilung des Blutes nach verschiedenen Organen ohne weiteres ergibt.

Ferner zeigt die Erfahrung, daß die zentripetalen Nerven des Kopfmarkes nicht allein auf die dem entsprechenden Organ oder Organsystem angehörigen zentrifugalen Nerven einwirken, sondern ihren Einfluß auch auf andere Organsysteme erstrecken. So werden z. B. beim Schlucken die Herzschläge zuerst beschleunigt, um nachher unterhalb der früheren Frequenz herabzusinken; der Gefäßtonus nimmt ab; die exspiratorischen Atempausen dauern länger; die Wehen der Gebärmutter werden schwächer oder hören sogar auf; das Schluchzen wird durch wiederholtes Schlucken aufgehoben (Kronecker und Meltzer).

Wenn wir nun noch bedenken, daß das Kopfmark die Leitung der zentripetalen Erregungen vom Rückenmark nach den höheren Gehirnteilen, sowie die der zentrifugalen Impulse von diesen nach jenem zu besorgen hat, so ist es unschwer zu verstehen, daß das Kopfmark ein für das Leben unbedingt notwendiges Organ darstellt, dessen Ausschaltung sofort den Tod herbeiführt. Der Tod wird dabei in erster Linie durch Aufhören der Atembewegungen verursacht, kann aber durch künstliche Atmung verzögert werden. Diese genügt aber doch nicht, um das Leben zu erhalten, denn die sonstigen Störungen, vor allem in der Wärmeregulierung, bewirken, daß der Körper innerhalb einer verhältnismäßig kurzen Zeit dennoch zugrunde geht.

Auf der anderen Seite läßt es sich dartun, daß sogar ein Säugetier, wenn nur das Kopfmark in ununterbrochenem Zusammenhang mit dem Rückenmark stehen bleibt, die Durchschneidung des Gehirns an der oberen

Grenze des Kopfmarkes verträgt, ohne daß dadurch das Leben in unmittelbare Gefahr kommt und ohne daß künstliche Atmung oder etwas derartiges dazu nötig ist. Da ein solches Tier aber keine Ortsveränderungen machen und auch keine Nahrung aufnehmen kann, ist es natürlich nicht möglich, dasselbe eine längere Zeit am Leben zu erhalten.

Beim Frosche, wo der Bedarf an Nahrung wegen der geringen Intensität der Verbrennung viel geringer ist, und wo das absolute Hungern daher viel länger ertragen wird, ist es in der Tat gelungen, sämtliche vor dem Kopfmark, einschließlich des Kleinhirns und des von ihm bedeckten vordersten Teiles des Kopfmarkes liegenden Gehirnteile auszuschalten und dennoch die Tiere bis zu 4 Monaten am Leben zu erhalten. Da diese Beobachtungen, welche wir Schrader verdanken, die Bedeutung des Kopfmarkes in einer sehr interessanten Weise aufklären, werde ich sie hier kurz wiedergeben.

Bei ruhigem Hocken hält das Tier die Gliedmaßen nicht so sorgfältig wie ein normales Tier. Der Kopf bildet mit dem Rumpf einen stumpfen Winkel. Übrigens leiden die Tiere an einem unwiderstehlichen Bewegungstrieb und kriechen unermüdlich und vollkommen koordiniert umher, bis sie in irgendeinem Winkel sich festsetzen. In den Ecken des Gefäßes können sie längs einer 18 cm hohen vertikalen Wand hinaufklettern; wenn sie den Rand des Gefäßes erreichen, stürzen sie auf der anderen Seite hinab. Die Art der Bewegung ist im allgemeinen kriechend oder schreitend. Nur selten machen die Tiere bei künstlicher Reizung einen wirklichen Sprung. Das Schwimmen ist pudelnd und die frühere Eleganz der Schwimmbewegungen verschwunden.

Die Tiere haben natürlich keine Gesichtsempfindungen mehr und können also auch nicht nach einer Beute schnappen. Bei Reizung des Maules mit einem Finger ergreift aber das Tier mit den Vorderbeinen und dem Maul den Finger und sucht ihn hinabzuschlucken; da dies nicht gelingt, wird unter Zuhilfenahme der Vorderbeine der Finger wieder aus dem Maule herausgetrieben.

Wenn auch das Kopfmark angeschnitten wird, so werden die Störungen umfangreicher, und zwar in einem um so höheren Grade, je tiefer gegen das Rückenmark der Schnitt erfolgt. Die Körperhaltung wird immer weniger ordentlich, die Gliedmaßen werden nicht in ihrer normalen Lage gehalten, nach jeder Bewegung wird die Ruhestellung nur langsam und nicht immer vollständig eingenommen. Jedoch gelingt es, durch zweckmäßige reflektorische Reizung das Tier in eine annähernd normale Haltung zu bringen (vgl. II, S. 349).

§ 3. Das Hinterhirn.

Die wichtigsten Teile des Hinterhirns sind das Kleinhirn und die Brücke. Ersteres steht durch seine drei Schenkel sowohl mit dem Rückenmark und Kopfmark, als auch mit den höheren Teilen des Gehirns in vielfacher Verbindung, und zwar werden durch die daselbst verlaufenden Bahnen sowohl Erregungen dem Kleinhirn zugeführt, als auch Impulse vom Kleinhirn abgegeben.

a. Das Kleinhirn.

Das Kleinhirn enthält Nervenzellen teils in seiner grauen Rinde, teils in den in seinem Inneren befindlichen grauen Kernen. Die verschiedenen Kerne stehen durch Assoziationsfasern mit der Kleinhirnrinde in Verbin-

dung, und die verschiedenen Abteilungen der letzteren werden durch andere Assoziationsfasern in einer mannigfachen Weise untereinander verbunden.

Das Kleinhirn bekommt zentripetale Nerven in den beiden Kleinhirnseitenstrangbahnen (II, S. 358); aus den Kernen der zarten Stränge und der Keilstränge; aus den bulbären Kernen der X., VIII. und V. Hirnnerven, sowie direkte Fasern aus dem N. vestibularis; aus der Olive; aus den Zellen der Brückenganglien und dem Mittelhirndach; möglicherweise auch aus der Großhirnrinde. Diese Fasern, welche ihrerseits mit allen möglichen zentripetalen Nerven sowie mit dem Großhirn zusammenhängen, endigen in der Rinde des Kleinhirns, welche also die Endstation der zerebellopetalen Nerven darstellt.

Von der Kleinhirnrinde gehen Fasern nach den Kernen des Kleinhirns aus, und aus diesen entstehen wiederum neue Fasern, welche nach der Brücke und dem Mittelhirn, dem Thalamus, Kopfmark und obersten Teil des Halsmarkes ziehen. Hier endigen sie an dem roten Kern der Haube, dem Deitersschen Kern im Kopfmarke und in anderen Zellengruppen der Haube. Edinger faßt alle diese Endstätten als einen einzigen großen Kern (den motorischen Kern der Haube) auf. Dieser entsendet seinerseits Fasern nach den Ursprungszellen der motorischen Nerven, von den Kernen der Augenmuskelnerven bis hinab zu den motorischen Kernen im Lendenmark, und vermittelt also den Einfluß des Kleinhirns auf die gesamte Muskulatur des Körpers (Tractus vestibulospinalis, Tractus rubro-spinalis s. oben II, S. 356). Außerdem steht der Deiterssche Kern noch mit zahlreichen Fasern aus dem N. vestibularis in Verbindung und kann daher ohne weitere Komplikationen den Einfluß des Vestibularis auf die motorischen Kerne übertragen.

Bei Tieren, an welchen das Kleinhirn exstirpiert wurde, sowie bei Menschen, die an einer umfangreichen Zerstörung des Kleinhirns leiden, beobachtet man verschiedene charakteristische Störungen. Zu diesen gehören indes weder eine motorische, noch eine sensible Lähmung irgendwelcher Art. Daraus können wir schließen, was übrigens auch die anatomischen Erfahrungen über die Verbindungen des Kleinhirns mit den übrigen Teilen des zentralen Nervensystems ergeben, daß das Kleinhirn kein Glied in der großen Leitungsbahn zwischen den höheren Gehirnteilen und dem Kopfmark bzw. dem Rückenmark darstellt, sondern daß es ein abgezweigtes, für sich bestehendes System ist, welches einerseits auf die übrigen Teile des zentralen Nervensystems einwirkt und andererseits von ihnen beeinflußt wird.

Die Ausschaltung des Kleinhirns gefährdet an sich nicht das Leben; das Kleinhirn ist also kein unumgänglich notwendiges Organ, obgleich es nichtsdestoweniger einen durchgreifenden Einfluß auf gewisse Verrichtungen des Körpers ausübt.

Die künstliche Reizung des Kleinhirns übt bei den Fischen nach Steiner keine Wirkung aus. — Bei mechanischer Reizung durch feine Nadelstiche beobachtete Nothnagel am Kaninchen, daß sich der Kopf nach der entgegengesetzten Seite drehte und die Wirbelsäule dergestalt krümmte, daß sie nach der entgegengesetzten Seite konkav wurde. — Elektrische Reizung zwischen der linken Hemisphäre und dem Wurm am frei beweglichen Hunde bewirkte in Versuchen von Lewandowsky Zwangshaltung nach der gekreuzten Seite, so daß die Wirbelsäule nach rechts konkav ausgebogen wurde; schließlich fiel das Tier nach rechts und geriet in Kreisbewegungen nach derselben

Seite. Bei ähnlicher Reizung der oberen vorderen Fläche des Kleinhirns beobachtete Rothmann Bewegungen der Zehen an den vorderen Extremitäten. — Auf der anderen Seite wird eine tonische Kontraktion der Skelettmuskeln durch Reizung der Oberfläche des Kleinhirns gehemmt (Sherrington).

Ob diese Resultate auf Reizung der Rinde oder der Kleinhirnkerne zu beziehen sind, kann wohl noch nicht bestimmt entschieden werden. Jedenfalls ist aber, wie Horsley und Clarke bemerken, die Erregbarkeit der Kleinhirnrinde für Elektrizität sehr gering, während die Kerne bei elektrischer Reizung äußerst leicht reagieren. Bei der direkten Reizung des oberen Teiles von Nucleus dentatus werden Bewegungen des Auges und des Kopfes erhalten; vom basalen Teil des genannten Kerns wie vom Deitersschen Kern kann eine kräftige Beugung des gleichseitigen Ellbogens erzielt werden.

Aus diesen Erfahrungen läßt sich indes nur folgern, daß das Kleinhirn in irgendwelcher Beziehung zu den Körperbewegungen stehen dürfte. Um weiter gehende Schlußfolgerungen bezüglich seiner Verrichtungen und seiner Aufgabe ziehen zu können, sind wir auf das Studium der bei Kleinhirnläsionen auftretenden Störungen hingewiesen.

Das bei gewissen Fischen so mächtig entwickelte Kleinhirn kann entfernt werden, ohne daß deutliche Bewegungs- oder Gleichgewichtsstörungen erscheinen, nur schwanken die Tiere während der Bewegung ganz leicht nach der Seite. Je besser die Operation gelungen ist, um so geringfügiger sind diese Schwankungen und werden innerhalb eines Tages schon auf ein Minimum reduziert. Auch nach einseitiger Abtragung des Kleinhirns kommt es zu keinen Bewegungsstörungen (Steiner).

Beim Frosch unterscheiden sich nach Exstirpation des nur eine Leiste darstellenden Kleinhirns Haltung und Sprung in nichts von denen des normalen Frosches. Bringt man das Tier ins Wasser, so verhält es sich wie ein normales Tier und schwimmt vollkommen koordiniert. Wenn es aber auf den Rand des Bassins springt, so bemerkt man, daß es häufig zu kurz oder zu lang springt, also den Rand entweder nicht erreicht oder über diesen hinweg ins Zimmer springt. Wenn es weiterhin durch einen Sprung das Ufer erreicht hat, so läßt es häufig einen größeren oder kleineren Teil des Hinterkörpers frei über den Rand hinausschweben, während ein normaler Frosch auf dem Rande nicht früher zur Ruhe kommt, als bis er unter allen seinen Körperteilen feste Unterlage hat. Die nach der Kleinhirnabtragung auftretenden Symptome sind also nur wenig auffallend (Steiner).

Bei der grünen Eidechse und der Schildkröte ruft die Abtragung des Kleinhirns keine wahrnehmbaren Störungen hervor (Steiner, Bickel).

Bei entsprechenden Operationen an höheren Wirbeltieren hat man konstatiert, daß dabei nur dann Schmerz erzeugt wird, wenn das Kopfmark oder die Brücke lädiert wird.

Schon Rolando, Magendie und Flourens beobachteten nach Operationen am Kleinhirn Bewegungsstörungen, deuteten sie aber in verschiedener Weise. Durch die folgenden, sehr zahlreichen, hierhergehörigen Arbeiten wurden diese Störungen bestätigt und ihre Ursache näher analysiert.

Ich bin indes nicht in der Lage, diese Untersuchungen hier näher erörtern zu können, sondern muß mich darauf beschränken, für die folgende Darstellung einige Arbeiten der letzteren Zeit zugrunde zu legen.

Eine genau mediale Spaltung des Kleinhirns verläuft beim Hunde ohne bleibende Störungen. Während der ersten Tage liegen die Tiere allerdings still; bei ihren Aufstehbemühungen sind doch die Glieder aktiv gut beweglich und zeigen keine

spastischen Symptome. Beim Stehen und Gehen ist der Körper dem Boden mehr genähert wie normal, die Beine werden etwas abduziert aufgesetzt, und der Körper schwankt dabei etwas zur Seite usw. Diese Störungen nehmen schnell ab; nach 14 Tagen waren sie ganz gering und nur gelegentlich in Form einer geringen Unsicherheit bei schnellen Bewegungen wahrnehmbar. Eine Woche später waren auch diese Abnormitäten verschwunden. Der Ausfall der gekreuzten Bahnen ist also schon nach drei Wochen überwunden (Trendelenburg).

Um die Vorstellung über die nach Ausschaltung des Kleinhirns auftretenden Erscheinungen zu erleichtern, teile ich in erster Linie einige Angaben über diejenigen Störungen mit, die bei Affen nach umfangreicher Verstümmelung des Kleinhirns von H. Munk beobachtet worden sind.

Nach vollständiger Exstirpation des Kleinhirns bieten die Tiere folgende Symptome dar.

Sobald die Narkose sich verlor, machte der Affe wiederholte Versuche, sich aus der Seitenlage zu erheben, aber vergeblich. Zunächst fiel er immer wieder in die Seitenlage zurück, ehe es ihm gelang, sich in die Brustbauchstellung zu bringen und darin sich zu behaupten; wenn er in der Folge sich auf den Armen erhob, fiel er alsbald wieder nieder. Stellte er sich weiterhin vorn auf die Arme und setzte die Beine in Bewegung, so fiel er sogleich auf die eine oder andere Seite um, usw. Früher oder später ließen dann die vergeblichen Aufstehversuche nach, und der Affe verblieb in Brustbauchlage bei normaler Haltung der Körperteile. So fand man ihn am Morgen nach der Operation und immer wieder in den folgenden Tagen, wenn er sich selbst überlassen blieb.

Zu größeren Bewegungen kam es jedesmal, wenn der Affe in Angst oder Zorn geriet. Schon am Operationstage konnte er sich aus der Lage am Boden, unter einer kleinen Drehung um die Längsachse in die Sitzstellung bringen; selten stellte er sich blitzschnell auf die vier Extremitäten auf. Regelmäßig schlug er dann, kaum daß er stand, nach der Seite um oder in die Brustbauchlage nieder; auch kam es vor, daß er aus der sitzenden Stellung nach hinten oder vorn oder zur Seite fiel. Durch Anlehnung des Rumpfes an eine Wand des Käfigs oder durch Fassen mit der Hand an dessen Gitter konnte er für kurze Zeit in der Sitzstellung bleiben und fiel erst, wenn er sich nicht mehr stützte.

Schon am Tage nach der Operation konnte der Affe sich länger in der Sitzstellung halten, auch stellte er sich am Gitter, die Stäbe mit den Händen umfassend, auf die Beine auf. Auf den Fußboden des Zimmers gelegt, brachte er sich sofort auf die Extremitäten und begann zu gehen. Sein Gang war höchst ungeschickt, er trug den Rumpf hoch, setzte die Extremitäten in abnormer Reihenfolge und mit abnormen Pausen auf, fiel bei jedem Schritt um und erhob sich sogleich wieder, bis er die Zimmerecke erreicht hatte. In dieser Weise konnte der Affe ein paar Meter zurücklegen; aber bei so langem Wege unterbrach er mehrmals das Gehen, indem er für kurze Zeit in der Brustbauchlage verblieb.

An den folgenden Tagen gewannen die Bewegungen an Größe und Geschwindigkeit. Aus dem ungeschickten Gehen wurde ein ungeschicktes, schwankendes, hüpfendes oder sprungweises Laufen, wobei der Affe, nachdem er die Beine nach vorn gebracht hatte, für einen Moment zum Sitzen kam, ehe er die Arme vorstreckte. Auch wurde das Umfallen seltener.

Etwa 10 Tage nach der Operation fing der Affe von selber an, frei zu sitzen, wobei er sich auf einen oder beide Arme stützte; bald konnte er auch ohne jede Unterstützung seitens der Arme in der Sitzstellung bleiben. Manchmal schwankte er vorübergehend hin und her; gelegentlich fiel er auch um, kehrte aber sogleich in die Sitzstellung zurück. Indessen machte er zunächst, selbst wenn ihm Futter gezeigt

wurde, keine größeren Bewegungen, und nur, wenn er sich bedroht sah, stellte er sich am Gitter auf, kletterte usw. Schon einige Tage später ließ er sich bewegen, mit schwankendem Gange Futter aus 2 bis 3 Meter Abstand zu holen, und von nun an kam es auch gelegentlich vor, daß er ohne äußeren Anlaß einige Schritte ging.

Die Besserung der Symptome schritt dann allmählich immer fort und war etwa 5 Wochen nach der Operation im wesentlichen abgeschlossen. Das Tier blieb wenig beweglich; nicht nur nahm es selten Ortsveränderungen vor, sondern bewegte auch in der sitzenden Ruhestellung mit Ausnahme des Kopfes wenig die Körperteile. Gelegentlich schwankte der Affe hin und her, und es kam sogar vor, daß er umfiel. Zum freien Stehen kam es nicht, da der Affe sich immer sogleich setzte. Der Gang blieb taumelnd und ungeschickt mit abduzierten Extremitäten, und die Bewegungen wurden mit viel zu großem Kraftaufwand ausgeführt. Im raschen Gehen oder Laufen konnte der Affe ununterbrochen mehrere Zimmer durchmessen, aber gewöhnlich nahm er schon nach kürzeren Wegen, wenigstens für eine Weile, wieder die Ruhestellung ein oder fiel sogar um. Das Umfallen erfolgte, wie von Anfang an, allermeist zur Seite, manchmal hintenüber, hin und wieder vornüber, und oft schlugen die Tiere heftig auf den Boden auf, usw.

Nach Exstirpation der einen (linken) Hälfte des Kleinhirns kommt der Affe, nach dem Erwachen aus der Narkose, schon in den ersten Stunden, nur etwas mühsamer und später als der normale Affe, zum Sitzen am Boden, ja hin und wieder bald auch auf der Querstange des Käfigs; auf den rechten Arm gestützt oder mit der rechten Hand an einem Gitterstabe des Käfigs befestigt, kann er eine Zeitlang in der Sitzstellung verbleiben. Sobald er sich aber bewegt, schwankt er stark hin und her, schlägt zuweilen mit dem Kopfe heftig an die Wandungen des Käfigs und fällt nach links um oder herunter, manchmal, nachdem er noch den Sturz dadurch verzögert hat, daß er sich mit den rechten Extremitäten anderweitig befestigte. Am Tage nach der Operation ist er schon selten liegend zu sehen und sitzt auf dem Boden oder der Stange, mit Vorliebe angelehnt und immer mit einer oder mehreren Extremitäten am Gitter befestigt; sobald er sich bewegt, schwankt er noch hin und her mit der Neigung, nach links zu fallen, er hält sich aber doch zumeist aufrecht, oft unter neuer Befestigung der Extremitäten. Am folgenden Tage sitzt er nicht nur regelmäßig in derselben Weise, sondern bewegt sich auch schon in der Sitzstellung auf dem Boden und der Stange, ohne umzufallen, und läßt nur öfters ein rasch vorübergehendes Oszillieren von Rumpf und Kopf sehen. Nach 8—10 Tagen kann er frei ohne jede Hilfe der Arme, doch etwas nach rechts überhängend, am Boden sitzen und an die Wand gelehnt oder mit einem Arme auf die Stange gestützt, auf letzterer sitzen, usw. Selbst nach Monaten vermochte aber der Affe nicht ganz frei auf der Stange zu sitzen.

Schon 2—3 Tage nach der Operation konnte der Affe im Zimmer gehen, zuerst schlecht, indem er den linken Arm nicht gut aufsetzte, das linke Bein fast bloß nachschleppte und häufig nach links umfiel. Er machte aber so rasche Fortschritte, daß er nach 8 Tagen, ohne zu fallen oder zu taumeln, ging, nach rechts überhängend mit abduzierten linken Extremitäten; nur wenn er in Angst schnell lief, taumelte er und fiel nach links oder rechts um. Noch besser kletterte er, zuerst aber immer langsam. Wenn er sich im Zimmer frei bewegte, machte der Affe auch später kurze Wendungen oder Drehungen regelmäßig nach links, nicht nach rechts.

Beim Menschen hat man vielfach Fälle beschrieben, in welchen das Kleinhirn in ziemlich großer Ausdehnung zerstört war und dennoch keine bleibenden Ausfallserscheinungen bemerkt wurden, was mit dem aus den Tierversuchen hervorgegangenen Resultat, daß ein Teil des Kleinhirns den Ausfall eines anderen Teiles übernehmen kann, in guter Übereinstimmung ist.

Bei hochgradigen Defekten des Kleinhirns treten als die hervorragendsten Symptome, ganz wie bei den Tierversuchen, Störungen in der normalen Koordination der Lokomotionsbewegungen zum Vorschein: unsicherer Gang, häufiges Hinfallen oder Neigung

dazu, Schwierigkeit, sich aufzurichten oder sich umzudrehen, Schwanken beim Stehen und namentlich beim Gehen. Bei leichteren Fällen kann der Kranke mit abduzierten Beinen fest stehen, bei schweren Fällen wackelt trotzdem der Körper hin und her. Werden die Beine und die Füße einander genähert, so entstehen Beugungs- und Streckbewegungen im Metatarsus und in den Zehen, der ganze Körper schwankt hin und her, und diese Bewegungen können so stark werden, daß der Kranke umfällt. Der Gang findet mit abduzierten Beinen und mit den soeben erwähnten Bewegungen der Zehen statt. Der Kranke geht bald auf den Fersen, bald auf den Zehen. Bald beugt er das Kniegelenk, bald wird dieses nach hinten gedrückt, bald zeigt es gar keine Veränderung. Der Fuß wird nur mäßig vom Boden gehoben, der Körper wackelt, der Gang ist zickzackförmig, kurz, der Kranke bewegt sich wie ein Betrunkener und fällt nicht selten um. In einigen Fällen kann der Kranke mit Hilfe einer Stütze gehen, in anderen wackelt er so sehr, daß er sogar nicht mit Stütze gehen kann. Bei Rückenlage zeigt es sich, daß die Beine vollständig beweglich sind, sowie daß der Kranke die Lage seiner Gliedmaßen genau erkennt und z. B. das eine Bein, ohne hinzusehen, aktiv in dieselbe Lage bringen kann als die, in welche das andere Bein passiv gebracht worden ist. Der Bewegungssinn ist also nicht gelähmt. In vielen Fällen sind die vorderen Extremitäten frei und können sogar die feinsten Arbeiten ausführen. Selbst im Bereich der an der Aufrechterhaltung des Körpergewichts betätigten Muskeln ist eine Abnahme der groben Muskelkraft nicht notwendig vorhanden, obgleich sie nicht selten vorkommt.

Ein anderes, bei Kleinhirnkrankheiten oft erscheinendes Symptom ist der Schwindel, welcher aber auch dann, wenn die Koordinationsstörungen sehr ausgeprägt sind, fehlen, andererseits aber bei Fehlen von Koordinationsstörungen vorkommen kann. Diese beiden Symptome sind also voneinander unabhängig. Der Schwindel zeichnet sich durch eine große Intensität aus und ist oft fast ununterbrochen anhaltend. Zuweilen erscheint er auch bei liegender Stellung, in der Regel aber erst, wenn der Kranke sich aufrichtet. In einigen Fällen kommt es den Kranken vor, als ob sich die umgebenden Gegenstände bewegten, in der Regel glaubt er, daß er sich selbst bewegt, daß ihm jede Stütze ermangelt und daß sein Körper alle möglichen Lagen einnimmt.

Fügen wir nun noch hinzu, daß der Kranke oft an Kopfschmerzen leidet, welche in der Regel nach der Nackengegend der betroffenen Seite lokalisiert werden, so haben wir die Erscheinungen aufgezählt, welche als Symptome eines Kleinhirnleidens auftreten, wenn sich dieses überhaupt durch irgendwelche Symptome erkenntlich macht.

Bei Individuen, welche an ausgebreiteten oder vollständigen kongenitalen Kleinhirndefekten litten, hat man eine bedeutende Herabsetzung der Intelligenz beobachtet. Daraus erscheint es jedoch nicht erlaubt zu schließen, daß das Kleinhirn irgendwelche direkte Bedeutung als Substrat der seelischen Tätigkeit hätte, denn es ist ja fast selbstverständlich, daß die Ursachen, welche eine Entwicklungshemmung beim Kleinhirn bewirkten, auch auf die übrigen Teile des Gehirns einen schädlichen Einfluß haben ausüben müssen. Außerdem sind in der hierhergehörigen Literatur Fälle beschrieben, wo bei sehr ausgedehnter Zerstörung des Kleinhirns gar keine Störungen von seiten der Intelligenz sich bemerkbar machten.

Die totale sowohl als die genügend umfangreiche partielle Ausschaltung des Kleinhirns bewirkt also eine ganze Reihe von Symptomen, unter denen allerdings viele nur vorübergehend sind, andere aber zeitlebens zurückbleiben und daher ohne Zweifel als Ausfallserscheinungen aufgefaßt werden müssen. Diese beziehen sich, wenn wir von dem Schwindel und den Kopfschmerzen beim Menschen absehen, ausschließlich auf die Körperbewegungen

und zeigen ohne jede eingehendere Analyse jedenfalls, daß das Kleinhirn in irgendeiner Weise bei der feineren Regulation derselben beteiligt sein muß.

Wie dies geschieht, darüber gehen die Ansichten der Autoren noch wesentlich auseinander. Nach Luciani, der über die Physiologie des Kleinhirns sehr eingehende Untersuchungen ausgeführt hat, lassen sich die Ausfallserscheinungen als Asthenie, Atonie und Astasie zusammenfassen. Unter Asthenie versteht er die Erscheinung, daß die willkürlichen Muskelbewegungen mit einem geringeren Aufwand von Energie als normal ausgeführt werden; unter Atonie die Symtome einer verminderten elastischen Spannung der ruhenden Muskeln und ein ungewöhnliches Bestreben tätiger Muskeln zu vorzeitiger oder unerwarteter Abspannung; sowie unter Astasie die Gesamtheit der Erscheinungen, die als Zittern, unterbrochene Muskelkontraktionen, Schwanken, Wanken oder Unsicherheit der Bewegungen sich äußern und ein unvollkommenes Verschmelzen der Zuckungen, eine gewisse Haltlosigkeit der Körperstellung und einen Mangel in dem zeitlichen Verlauf der Muskelkontraktion anzeigen. Das Kleinhirn würde also auf den neuro-muskularen Apparat einen sthenischen, tonischen und statischen Einfluß ausüben.

Daß nach der Ausschaltung des Kleinhirns keine wirkliche Inkoordination der Muskelbewegungen vorliegt, schließt Luciani daraus, daß der kleinhirnlose Hund, ins Wasser geworfen, sogleich sich ganz gerade aufrecht zu halten und vollständig koordiniert zu schwimmen vermag. Dazu ist indessen zu bemerken, daß das Schwimmen keine so fein abgestufte Koordination der Bewegungen wie das Gehen erfordert, sowie daß besonders im Anfange, nach Munk, der kleinhirnlose Hund beim Schwimmen dennoch auffallende Abnormitäten darbietet. Indessen stimmen die Erfahrungen Munks mit denen von Luciani darin überein, daß der Hund nach der Kleinhirnexstirpation schon gut schwimmen kann zu einer Zeit, wo er auf dem Fußboden noch nicht ein paar Schritte machen kann, ohne zu fallen.

Gegen Luciani bemerkt H. Munk, daß bei einer großen Zahl isolierter willkürlicher Bewegungen, auch bei der Wirbelsäule und den Extremitäten, die Elementarimpulse nach totaler Ausschaltung des Kleinhirns vollständig verschmelzen, denn die an kleinhirnlosen Tieren erscheinenden Oszillationen am Kopf und Rumpf stellen, seiner Auffassung nach, gar nicht den Ausdruck eines Zitterns dar. Auf Grund der von ihm und anderen als Dauersymptom beobachteten Schlaffheit der Extremitäten usw. gibt er indessen zu, daß das Kleinhirn, unter dem Einfluß zentripetaler Erregungen von den Bewegungsorganen, einen schwachen Tonus der Zentren für die entgegengesetzte Rücken- und die gleichseitige Extremitätenmuskulatur unterhält oder deren Erregbarkeit erhöht. Die wesentliche Aufgabe des Kleinhirns bestände aber jedenfalls darin, die feinere Regulation der Gleichgewichtserhaltung, d. h. der Muskeltätigkeit beim Liegen, Sitzen, Stehen, Gehen usw. zu besorgen. Hierbei hebt Munk ganz besonders hervor, daß das Kleinhirn das kurze Seitwärtswenden und Drehen des Tieres beherrscht (vgl. oben S. 375) und daß hierbei eine Ersatzleistung durch andere Hirnteile nach Kleinhirnverlust überhaupt nicht zustande kommt.

Seinerseits bemerkt Lewandowsky, daß eine Asthenie im Sinne Lucianis nach Verstümmelung des Kleinhirns nicht vorkommt, indem sich die Muskeln oft stärker als sonst kontrahieren können. Die Astasie und Atonie faßt Lewandowsky als Ausdruck einer durch Wegfall verschiedener zentripetaler Erregungen hervorgerufenen sensorischen Ataxie auf, derjenigen ganz ähnlich, die nach Ausschaltung der Hinterwurzeln erscheint. Nebst anderen Teilen des zentralen Nervensystems würde das Kleinhirn daher, unter dem Einfluß verschiedener zentripetaler Nerven, an der Orientierung des Körpers im Raume teilnehmen. In dieser Hinsicht spielt das Kleinhirn bei gewissen Tieren eine Rolle, die wesentlich größer ist als die des Großhirns, wie daraus hervorgeht, daß bei ihnen die objektiv nachweisbaren Störungen des Ganges usw. nach Ex-

stirpation des Kleinhirns viel ausgeprägter sind als die, welche nach Ausschaltung des Großhirns auftreten.

Es scheint mir, daß die Anschauungen der verschiedenen Autoren, trotz aller Differenzen in Einzelheiten, sich in wesentlichen Punkten nicht ausschließen, und die Aufgabe des Kleinhirns ließe sich daher vorläufig etwa in folgender Weise zusammenfassen. Das Kleinhirn empfängt von verschiedenen Seiten zentripetale Erregungen, welche, soviel uns bekannt, unabhängig vom Bewußtsein in ihm weiter verarbeitet werden. Hierdurch werden, unter Beteiligung der zerebellofugalen Nerven, die bei den Ortsbewegungen beteiligten Muskeln in funktioneller Hinsicht beeinflußt, ihr Tonus erhöht und ihre Leistungen in feinerer Weise, als sonst möglich, reguliert.

Irgendwelche andere Verrichtungen hat die physiologische wie die klinische Forschung beim Kleinhirn nicht nachweisen können.

Thomas hat den regulierenden Einfluß des Kleinhirns auf die Körperbewegungen beim Hunde näher zu analysieren versucht und dabei unter anderem folgendes Beispiel zur Aufklärung desselben mitgeteilt.

Wenn eine Vorderpfote willkürlich vom Boden gehoben wird, erstreckt sich die von der Großhirnrinde ausgehende Erregung nicht allein auf die hierzu notwendigen Muskeln, sondern es wird das Kleinhirn außerdem durch die zerebralen Zuflußwege erregt und dadurch eine Zunahme des Tonus in den gleichseitigen Adduktoren und Rumpfmuskeln bewirkt. Diese Tonuszunahme kann aber nur dann von Nutzen sein, wenn der Insertionspunkt der betreffenden Muskeln fixiert wird, was eine Zunahme des Tonus gewisser Rumpfmuskeln auf der gekreuzten Seite notwendig macht. Diese Regulation des Tonus bei verschiedenen Muskelgruppen übt das Kleinhirn mittels der von ihm ausgehenden Bahnen aus, durch welche sowohl die Kerne der motorischen Nerven im Rückenmark, als auch die Großhirnrinde beeinflußt werden.

Die Kompensation, welche nach einer hochgradigen Verletzung des Kleinhirns allmählich in einem größeren oder geringeren Umfange erscheint, dürfte hauptsächlich unter der Mitwirkung des Großhirns und zwar dessen motorischer Region (vgl. Kap. XXIV) stattfinden. Dafür sprechen z. B. folgende Beobachtungen von Luciani.

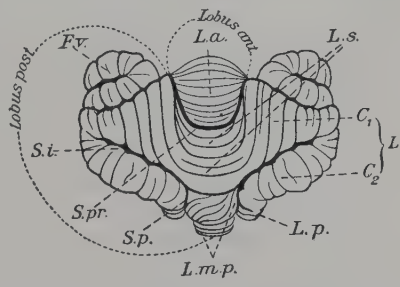
Durch drei Operationen wurden an einem Hunde 1. die rechte Hälfte des Kleinhirns exstirpiert, dann 2. die sogen. motorische Region an beiden Großhirnhemisphären zerstört und 3. der Rest des Kleinhirns fortgenommen. Nach der letzten Operation blieb das Tier noch 11 Monate am Leben und wurde dann getötet. Während dieser 11 Monate war es nicht imstande, sich aufrecht zu halten oder ohne Stütze zu gehen. Bei keinem der von Luciani nach alleiniger Zerstörung des Kleinhirns beobachteten Tiere kam etwas Ähnliches vor. Der Unterschied hängt, wie Luciani bemerkt, der Hauptsache nach nicht von der Zerstörung der Großhirnrinde ab, denn diese ruft an sich nur vorübergehende Symptome hervor. Es scheint vielmehr der Fall zu sein, daß hier durch die Zerstörung der motorischen Region des Großhirns gerade die Bedingungen wegfielen, die es dem kleinhirnlosen Tiere möglich machten, die beim Gehen notwendigen kompensatorischen Bewegungen auszuführen.

Die Erfahrungen über einseitige Verstümmelung des Kleinhirns zeigen, daß dieses ein bilateral, vorzugsweise aber direkt wirkendes

Organ ist, während die Großhirnhemisphären auch bilateral, aber vorzugsweise in gekreuzter Richtung tätig sind. Bis in der letzten Zeit stellte man sich im allgemeinen vor, daß die verschiedenen Kleinhirnsegmente sämtlich dieselbe Funktion besaßen und daß die Ausfallserscheinungen nach Exstirpation verschiedener Teile des Kleinhirns nicht ihrem Wesen nach, sondern einzig hinsichtlich ihrer Intensität, Ausbreitung und Dauer, sowie durch ihr Überwiegen auf der einen oder anderen Körperhälfte sich unterschieden.

In ihrer vollen Schärfe wenigstens kann diese Auffassung indessen nicht mehr aufrecht erhalten werden, da wir nunmehr Erfahrungen besitzen, welche das Vorhandensein einer funktionellen Lokalisation in den einzelnen Kleinhirnläppchen ziemlich bestimmt nachweisen.

Unter den hierhergehörigen Versuchen werde ich nur die von v. Rynberk hier besprechen. Bei diesen ist er von der neuen, vor allem von Bolk vertretenen Auffassung vom Baue des Kleinhirns ausgegangen. Nach dieser ist die gewöhnliche Einteilung in zwei Hemisphären und einen Mittellappen ganz falsch, vielmehr setzt sich das Kleinhirn aus zwei Loben, einem vorderen und einem hinteren zusammen, welch' letzterer sich in eine Anzahl von Unterabteilungen (Lobuli) teilt (vgl. Fig. 172). In Übereinstimmung mit dieser Einteilung hat nun v. Rynberk an Hunden einzelne Lobuli exstirpiert und dabei gefunden, daß die im Anschluß an die Operation erfolgenden Störungen je nach dem Orte der Läsion verschieden sind und also das Vorhandensein einer funktionellen Lokalisation dartun. So erscheint eine Störung der Tätigkeit der Halsmuskulatur (Kopfschütteln) bei der Verstümmelung der vordersten Lamellen des Lobulus simplex; nach Zerstörung der kurzen Lamellen des Crus primum des Lobulus ansiformis werden die Bewegungen des gleichseitigen Vorderbeines wesentlich gestört, und bei Ausschaltung der Lobuli paramediani im Verein mit Läsionen am Lobus med. post. treten Abnormitäten in den Bewegungen der Dreh- und Beugemuskeln des Rumpfes hervor. Der Lobulus simplex würde daher ein Zentrum für die Halsmuskulatur, die kurzen Lamellen des Crus primum des Lobulus ansiformis ein Zentrum für das gleichseitige Vorderbein, sowie wahrscheinlich das Crus secundum ein Zentrum für das gleichseitige Hinterbein und der Lobulus paramedianus ein Zentrum für die Rumpfmuskulatur enthalten.



Figur 172. Das Kleinhirn des Hundes, nach Bolk. *L.a.*, Lobus anterior; *L.s.*, Lobulus simplex; *L.ans.*, Lobulus ansiformis; *C. 1*, Crus primum; *C. 2*, Crus secundum; *L.p.*, Lobulus paramedianus; *F.v.*, Formatio vermicularis; *L.m.p.*, Lobulus medianus posterior; *S.pr.*, Sulcus primarius; *S.i.*, Sulcus intercruralis; *S.p.*, Sulcus paramedianus.

Am Affen hat Rothmann eine entsprechende Lokalisation nachgewiesen. Daß eine solche auch beim Menschen vorkommt, folgt aus den Beobachtungen Báranys an Patienten mit lokalisierten Erkrankungen im Kleinhirn.

Durch diese Erfahrungen ist es indessen gar nicht entschieden, inwiefern bei der Rinde an und für sich eine Lokalisation vorkommt, oder ob sich diese besonders auf die Kerne des Kleinhirns bezieht. Für die letztere Auffassung spricht gewissermaßen die Tatsache, daß die soeben erwähnten Erscheinungen bei Verstümmelung verschiedener Teile des Kleinhirns nur dann auftreten, wenn die Läsion genügend tief geht. Ferner auch der Befund von Horsley und Mac Nalty, daß beim Affen die zerebellopetalen Fasern aus dem Rückenmark gleichmäßig in das ganze Feld der Vermis einstrahlen,

sowie die Angabe von Beck und Bikeles, daß bei Reizung von den verschiedensten Nerven (Ischiadicus, Plexus brachialis, Vagus) Aktionsströme an jeder beliebigen überhaupt zugänglichen Partie des Vermis auftreten. Zurzeit scheint also die Lokalisation der Verrichtungen im Kleinhirn zum größten Teil wenigstens von den zerebellofugalen Kernen des Kleinhirns abhängig zu sein.

Unter den aus der Anatomie uns bekannten Faserzügen, durch welche Erregungen dem Kleinhirn zugeführt werden, sind die Bahnen, welche den N. vestibularis mit dem Kleinhirn verbinden, sowie die Kleinhirn-Seitenstrangbahnen (vgl. II, S. 356) vor allem hier zu berücksichtigen, weil wir betreffend ihre Bedeutung nicht allein auf anatomische Erfahrungen zurückgreifen müssen, sondern auch physiologische Versuche zu unserer Verfügung haben.

Wie besonders Stefani ausgeführt hat, bieten die Symptome bei der Kleinhirnverletzung mit denen nach Ausschaltung des Labyrinthes (vgl. II, S. 124) in vielerlei Hinsicht eine auffallende Übereinstimmung, und es läßt sich daher wohl schließen, daß die Tätigkeit des Kleinhirns zum Teil in der physiologischen Verarbeitung der durch den N. vestibularis ihm zugeführten Erregungen besteht. Damit habe ich nicht sagen wollen, daß das Labyrinth ausschließlich auf das Kleinhirn einwirkt, oder daß dieses nur vom Labyrinth her Erregungen bekommt, denn beides ist durch andere Erfahrungen als völlig ausgeschlossen zu erachten.

Am Hunde hat R. Bing die beiden Kleinhirn-Seitenstrangbahnen im II. Zervikalsegment durchschnitten. Nach der Operation erschienen beim Stehen abnorme Haltungen der Extremitäten, unzweckmäßige Abduktionen und Adduktionen, abnorme Rotationen sowie übermäßige Annäherungen der Hinterbeine an die Vorderbeine. Beim Gehen steigerten sich diese fehlerhaften Beinstellungen, und außerdem erschienen deutliche ataktische Symptome. Alle diese Störungen bezogen sich vorwiegend auf die Becken- und Schultermuskulatur. Außerdem war bei den Tieren der Tonus vor allem im Bereiche der Schulter- und Beckenmuskulatur herabgesetzt. Innerhalb weniger Wochen gingen alle diese Symptome selbst nach doppelseitiger Operation zum großen Teil wieder zurück.

Endlich sind noch die in unmittelbarem Anschluß an die Operation am Kleinhirn sowie an den Kleinhirnschenkeln und der Brücke auftretenden schweren Bewegungsstörungen zu besprechen. Diese machen sich teils darin geltend, daß das Tier immer ein und dieselbe Lage einnimmt und in diese zurückkehrt, wenn es gewaltsam in eine andere Lage gebracht wird (Zwangsstellungen), teils treten sie als Zwangsbewegungen auf, die sich als Rollungen um die Längsachse des Tieres oder als kreisförmige Manègebewegungen oder endlich als Zeigerbewegungen darstellen, d. h. Bewegungen, bei welchen das Tier sich wie der Zeiger einer Uhr um den Hinterkörper dreht.

Die nach halbseitiger Exstirpation des Kleinhirns erscheinenden Bewegungsstörungen sind im Stadium der größten Energie: Agitation, Ruhelosigkeit, häufiges Jammern, Krümmung der Wirbelsäule mit der Konkavität nach der operierten Seite mit tonischer Extension der vorderen Extremität derselben Seite und mit klonischen Bewegungen der drei anderen Extremitäten; Spiraldrehung des Halses und des Kopfes nach der gesunden Seite, begleitet vom Strabismus und Nystagmus einer Seite,

und manchmal Deviation des Auges der operierten Seite nach innen und unten und des anderen Auges nach außen und oben; Neigung zum Rotieren um die Längsachse in der Richtung der Drehung und des Schielens, d. h. (vom Rücken aus gesehen) von der gesunden nach der verletzten Seite.

Die theoretische Deutung dieser Erscheinungen ist keine leichte. Denn gesetzt, wir haben nach Durchschneidung eines Kleinhirnschenkels eine gewisse Zwangsbewegung hervorgerufen, so kann diese durch die reizende Wirkung des Schnittes auf den im Verhältnis zum Kleinhirn distalen Teil des Schenkels bedingt sein, oder unter Vermittelung des Kleinhirns durch eine ebensolche Wirkung auf den mit diesem noch verbundenen Stumpf stattfinden; endlich ist es auch möglich, daß der Schnitt durch Aufheben der Funktion des betreffenden Schenkels seinen Einfluß entfaltet und daß die Zwangsbewegung davon herrührt, daß nun die intakt gebliebene Hälfte des Kleinhirns ein bestimmtes Übergewicht gewonnen hat. In den zwei ersten Fällen ginge die Zwangsbewegung wegen Verschwindens der Reizung allmählich zurück, im letzten Falle würde sich das Tier allmählich daran gewöhnen, seine Innervationen so abzuändern, wie es die Verstümmelung der Kleinhirnbahnen erfordert. Eine bestimmte Entscheidung zwischen diesen Möglichkeiten ist noch lange nicht möglich, und selbst Luciani, der früher die betreffenden Bewegungen als Reizwirkungen auf den im Verhältnis zum Kleinhirn peripheren Stumpf auffaßte, spricht sich nunmehr ganz unbestimmt darüber aus, während Lewandowsky entschieden dafür eintritt, daß die Zwangsbewegungen usw. als Ausfallserscheinungen zu betrachten sind und ihre Ursache im Überwiegen der noch zurückgebliebenen Kleinhirnhälfte haben.

Dagegen faßt Munk die betreffenden Erscheinungen gar nicht als Zwangsbewegungen auf, sondern deutet sie in folgender Weise. Das Tier versucht sich aufzurichten; da dies ihm aber wegen des Verlustes des Kleinhirns nicht gelingt, sucht es in mannigfaltiger Weise alle ihm zur Verfügung stehenden Mittel zu verwenden, und so stellen sich vielerlei ungeschickte Bewegungen ein, unter ihnen auch in buntem Wechsel und ohne engeren Zusammenhang miteinander die Zwangsbewegungen, die also nicht als direkte Folgen der Verstümmelung gelten können. Gegen diese Auffassung kann man indessen einwenden, daß die Zwangsbewegungen ihrem Charakter nach doch nicht dieser Auffassung entsprechen, sowie daß beim Menschen unter Umständen ganz analoge Erscheinungen auftreten, die ohne jeden Zweifel als zwangsmäßige bezeichnet werden müssen.

b. Die Kleinhirnschenkel.

Wir haben schon sub a die bei Läsionen der Kleinhirnschenkel auftretenden Bewegungsstörungen zum Teil berührt. Für die Auffassung von den Leistungen des Kleinhirns wäre es natürlich von der größten Bedeutung, wenn wir eine genauere Kenntnis von den speziellen Verrichtungen der verschiedenen Kleinhirnschenkel hätten. Ihre versteckte Lage macht indes den experimentellen Untersuchungen an ihnen außerordentlich große Schwierigkeiten, und die wenigen hierhergehörigen Angaben, die wir zurzeit besitzen, sind daher im hohen Grade einer Nachprüfung bedürftig. Es würde demnach die für dieses Buch einzuhaltenden Grenzen überschreiten, wenn wir diese Arbeiten im Detail erörtern wollten. Nur so viel sei hervorgehoben, daß man bei möglichst isolierten Durchschneidungen dieser Schenkel Manègebewegungen oder Rotationsbewegungen um die Längsachse des Tieres, sowie eigentümliche Augenstellungen und Nystagmus an beiden Augen beobachtet hat. Die Rotation ist anfangs stark, nimmt aber allmählich ab und tritt nur anfallsweise auf. Während der Pausen finden indes die abnormen Augenbewegungen statt, und das Tier nimmt eine Zwangslage auf der Seite ein, nach welcher die Rotation erfolgt.

In seltenen Fällen bleibt das Tier am Leben, und die Symptome gleichen sich allmählich aus, noch nach Monaten können aber verschiedene Bewegungsstörungen beobachtet werden.

Beim Menschen beobachtet man bei Läsionen der mittleren Kleinhirnschenkel Zwangsstellungen und -Bewegungen, welche den bei den Tieren vorkommenden analog sind, und zwar scheinen diese nur bei irritativen Läsionen, wo der Zusammenhang mit dem Kleinhirn nicht vollständig aufgehoben ist, aufzutreten. Bei vollständiger Durchtrennung des mittleren Schenkels z. B. durch eine Blutung, erscheinen die betreffenden Störungen nur im ersten Angenblicke, später aber nicht. Diese Zwangsbewegungen bestehen in einer Rotation des Körpers um seine Längsachse oder auch in einer Zwangsstellung. Dabei können die Augen frei sein.

Auch bei krankhaften Veränderungen in anderen Teilen des Gehirns können Zwangsstellungen vorkommen, meistens jedoch bei gleichzeitig stattfindender Bewußtlosigkeit. Nach Nothnagel sollen aber die soeben erwähnten Zwangsbewegungen bei ungetrübtem Bewußtsein nur bei Läsionen der mittleren Kleinhirnschenkel auftreten.

Bei elektrischer Reizung des zerebellaren Endes des mittleren Kleinhirnschenkels hat Thiele Augenbewegungen (gewöhnlich konjugierte Bewegungen der beiden Augen nach der gereizten Seite mit Rotation nach oben oder unten), Kontraktionen der Gesichtsmuskulatur, der MM. pectoralis und trapezius und anderer Muskeln, in der Regel auf beiden Seiten, aber viel stärker auf der gleichen Seite beobachtet. Etwa dieselben Wirkungen kamen bei Reizung des oberen Kleinhirnschenkels zum Vorschein und traten auch nach Durschneidung oder Degeneration der Pyramidenbahnen auf, wodurch die Einwirkung von Stromschleifen auf diesen ausgeschlossen ist.

Betreffend die aus den anatomischen Untersuchungen zu ziehenden physiologischen Schlußfolgerungen muß ich auf die anatomischen Handbücher verweisen.

c. Die Brücke.

Die Brücke enthält außer den durchgehenden zentripetalen und zentrifugalen Leitungsbahnen zahlreiche Ganglienzellen, welche zum Teil mit den Kleinhirnbahnen zusammenhängen und deren physiologische Bedeutung aus dem schon Ausgeführten hervorgeht. Was sonst ihre physiologische Aufgabe betrifft, sind unsere Kenntnisse noch sehr spärlich. Operative Eingriffe auf die Brücke können, angesichts der dabei unvermeidlichen Läsionen der großen Leitungsbahnen und der mittleren Kleinhirnschenkel, kaum etwas über die anderen Funktionen derselben ergeben, und auch die hierhergehörigen klinischen Beobachtungen haben keine näheren Aufschlüsse über die Leistungen der Brücke als Zentralorgan gezeitigt.

Auch die Untersuchungen über den feineren Bau der Brücke sind noch nicht so weit fortgeschritten, daß sich daraus irgendwelche wichtigen Schlüsse über ihre speziellen Aufgaben ziehen ließen. Da die Brücke Ursprungs- bzw. Endkerne für den Trigeminus (motorische Wurzel, einen Teil der absteigenden Wurzel, welcher wahrscheinlich auch motorisch ist, sowie einen Teil der aufsteigenden sensiblen Wurzel), den Facialis (einen Teil) und den Abducens enthält, so hat sie jedenfalls für die von diesen Nerven abhängigen Verrichtungen eine unverkennbare Bedeutung.

§ 4. Das Mittelhirn.

Der obere Teil des Mittelhirns wird aus den Vierhügeln nebst der Glandula pinealis, die jetzt als Rudiment eines Parietalauges aufgefaßt

wird, der untere Teil aus den Großhirnschenkeln gebildet. Beide Teile stehen vor allem in einer nahen Beziehung zu dem Gesichtsorgan, jener, indem er eine Station des Sehnerven bildet, dieser wegen der in ihm enthaltenen Kerne der wichtigsten äußeren und inneren Augenmuskeln. Dazu kommt noch die Bedeutung als Leitungsbahn, welche das Mittelhirn mit den übrigen Gehirnteilen, mit Ausnahme des Kleinhirns, gemeinsam hat.

a. Die Vierhügel.

Nach Exstirpation der Lobi optici, welche bei den niederen Wirbeltieren den Vierhügeln der höheren entsprechen, findet man bei den Fischen (Steiner), sowie beim Frosch (Bechterew) als einziges deutlich hervortretendes Symptom Blindheit. Nach Flourens würde dasselbe auch bei den Vögeln der Fall sein; aus neueren Untersuchungen scheint indes hervorzugehen, daß bei einseitiger Zerstörung das Sehvermögen am gekreuzten Auge zwar herabgesetzt, aber nicht aufgehoben wird (Stefani).

Bei Hunden fand Bechterew nach einseitiger Zerstörung eines vorderen Vierhügels, daß die beiden gleichseitigen Hälften der Netzhäute blind wurden, jedoch so, daß der Defekt am gekreuzten Auge umfangreicher war. Bei ausgebreiteter doppelseitiger Zerstörung der vorderen Vierhügel entstand fast vollständige Blindheit. Hierbei war indes die Reaktion der Pupille auf Licht nur ziemlich wenig gestört, ganz wie dies bei Vögeln nach der entsprechenden Operation der Fall ist.

Die Zerstörung eines hinteren Vierhügels rief Sehstörungen in dem medialen Teil des gekreuzten Auges hervor.

Wenn also aus diesen Erfahrungen folgt, daß auch bei den Säugetieren die vorderen Vierhügel wenigstens in irgendeiner Weise in der Sehbahn eingeschaltet sind, so ist es um so befremdender, daß bei Menschen, welche an Krankheiten in den vorderen Vierhügeln litten, beträchtlichere Sehstörungen nicht mit Sicherheit konstatiert worden sind: die Ausschaltung eines ganzen vorderen Vierhügels bedingt nur eine mäßige Beeinträchtigung des Sehvermögens und läßt den Farbensinn intakt. Auch beim Affen ruft die Zerstörung der vorderen Vierhügel auf einer Seite keine nachweisbare Sehstörung hervor (Bernheimer).

Da nun aber die Anatomie gezeigt hat, daß sowohl beim Menschen als beim Affen der vordere Vierhügel gekreuzte und gleichseitige Fasern aus dem Sehnerven erhält, sowie daß aus dem vorderen Vierhügel Fasern in die Sehstrahlung verfolgt werden können, so folgt, wenn die angeführten Beobachtungen richtig sind, daß diese Fasern für den Sehakt an sich keine direkte Bedeutung haben können, sondern eher als kortikopetales Glied einer Reflexkette zu betrachten sind, welche den Einfluß der Sehsphäre auf die Bewegungen des Auges und des Körpers vermittelt. Das zweite Glied dieser Kette erblickt Probst in kortikofugalen Fasern, welche denselben Weg einschlagen, während Lewandowsky dieses Glied in einer Bahn von der Rinde zum vorderen Vierhügel findet, welche durch den Hirnschenkelfuß geht und von hier scharf dorsal zum vorderen Vierhügel umbiegt.

Außerdem dürften die in die vorderen Vierhügel eintretenden Sehnervenfasern für die reflektorische Erregung der am Boden des Aquaeductus Sylvii befindlichen Kerne der Augenmuskelnerven eine wesentliche Rolle spielen. Dafür spricht die Tatsache, daß die betreffenden Fasern beim Affen wenigstens ganz besonders in der Gegend um und unter dem Aquaeductus enden (Bernheimer), sowie die Ergebnisse bei Reizung der vorderen Vierhügel. Dabei erzielte Adamük (beim Hunde) assoziierte Bewegungen der Augen, und zwar bewegten sich bei Reizung der rechten Seite eines Vierhügels die beiden Augen nach links, bei Reizung der linken Seite nach rechts. Fand die Reizung vorn an der Mittellinie statt, so bewegten sich die Augen mit parallel gestellten Sehachsen nach oben; bei Reizung hinten nach unten und innen. Dabei zeigten sich auch Bewegungen der Iris. Nach sagittaler Durchschneidung in der Medianebene wurde nur das gleichseitige Auge beeinflußt. Entsprechende Beobachtungen hat Ferrier am Affen gemacht.

Endlich scheint der Tractus tectospinalis dazu zu dienen, um Erregungen vom Vierhügel nach der Körperperipherie zu übertragen, und die Verbindungen mit der Brücke und der unteren Olive dazu, um die Einwirkung des Sehorgans auf das Kleinhirn zu vermitteln.

Einige klinische Beobachtungen deuten darauf hin, daß die hinteren Vierhügel bei der Fortpflanzung akustischer Eindrücke mitbeteiligt sind, indem nämlich bei Erkrankungen dieser Teile das Gehör auf dem gekreuzten Ohre abnimmt. Auch geben Bechterew und Flechsig an, daß der N. cochlearis durch Vermittlung der lateralen Schleife mit dem hinteren Vierhügelganglion in Verbindung tritt, während andererseits v. Monakow nachgewiesen hat, daß der mit dem hinteren Vierhügel ausgiebig verbundene innere Kniehöcker mit der Rinde des Schläfenlappens zusammenhängt. In gewisser Beziehung dazu steht die Angabe, daß die Reizung der hinteren Vierhügel bei Affen und Hunden Schreien hervorruft, sowie daß die Stimmbildung nach Durchschneidung der hinteren Vierhügel aufgehoben wird.

b. Die Großhirnschenkel.

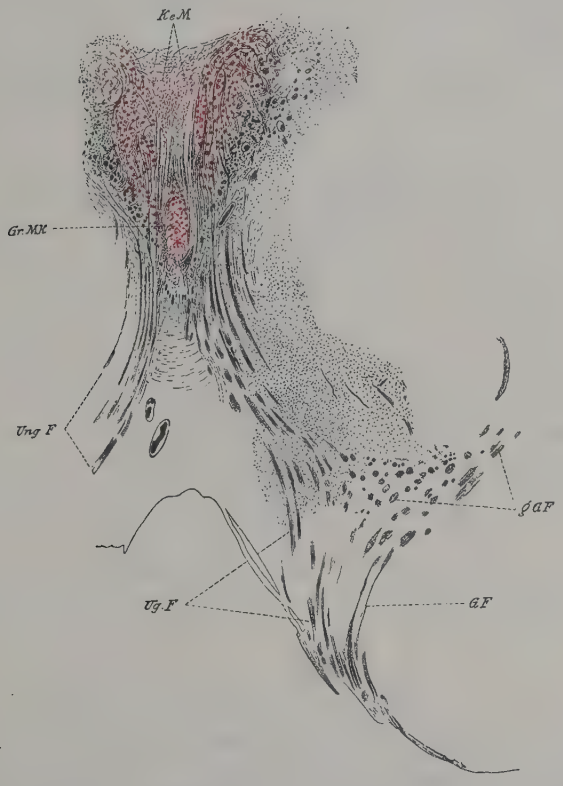
Die Großhirnschenkel oder richtiger die graue Substanz, welche die Wand des Aquaeductus Sylvii bildet, hat vor allem wegen der daselbst befindlichen Kerne des Oculomotorius und des Trochlearis ein hervorragendes Interesse.

Figur 173 stellt nach Bernheimer an einem Frontalschnitt die Kerne des Oculomotorius dar. Wie daraus ersichtlich, besteht der Oculomotoriuskern aus mehreren Abteilungen, nämlich einem seitlichen Hauptkern, einem Medialkern mit kleinen Zellen (*Ke M*) und einem unpaarigen Mediankern mit großen Zellen (*Gr. Mk*). Die austretenden Nervenwurzeln sind, wie aus der Figur ersichtlich, zum Teil gekreuzt.

Durch sukzessive vollständige Ausschneidung der vom Oculomotorius innervierten äußeren und inneren Augenmuskeln und Studium der im Oculomotoriuskern danach auftretenden Veränderungen hat Bernheimer an Affen die Frage, ob die verschiedenen Kerne dieses Nerven den verschiedenen Aufgaben desselben entsprechen, näher erörtert und ist dabei zu den in Figur 174 schematisch dargestellten Ergebnissen gekommen. Laut diesen würden die äußeren Augenmuskeln vom seitlichen Hauptkerne innerviert werden, und zwar zerfallen die betreffenden Zellgruppen nicht in scharf getrennte

Einzelkerne, sondern gehen in ihren Grenzbezirken mehr oder weniger ineinander über. Die kleinzelligen Medialkerne (*Ke M*, Fig. 173) versorgen die Binnenmuskeln des gleichseitigen Auges, der unpaarige großzellige Mediankern (*Gr. Mk*, Fig. 173) gehört dagegen den Binnenmuskeln beider Augen an.

Wie sich die Dinge beim Menschen verhalten, darüber läßt sich aus den hierhergehörigen klinischen Erfahrungen nach v. Monakow zurzeit nur so viel schließen, daß die inneren Augenmuskeln (der Ziliarmuskel und die



Figur 173. Frontalschnitt durch die Vierhügelgegend einer 32—34 Wochen alten menschlichen Frucht, nach Bernheimer. Aus dem proximalsten Gebiete des Kerns. Der Schnitt geht durch die seitlichen Hauptkerne, die kleinzelligen Medialkerne (*KeM*), den großzelligen Mediankern (*GrMk*), den extranuklearen Verlauf der medial und ventral austretenden gleichseitigen Fasern (*UngF.*, *Ug.F*) und das letzte Stück des extranuklearen Verlaufes der lateral gelegenen gekreuzten Fasern (*GF*). *QGF*, Querschnitt der von hinten und hinten oben kommenden gekreuzten Fasern.

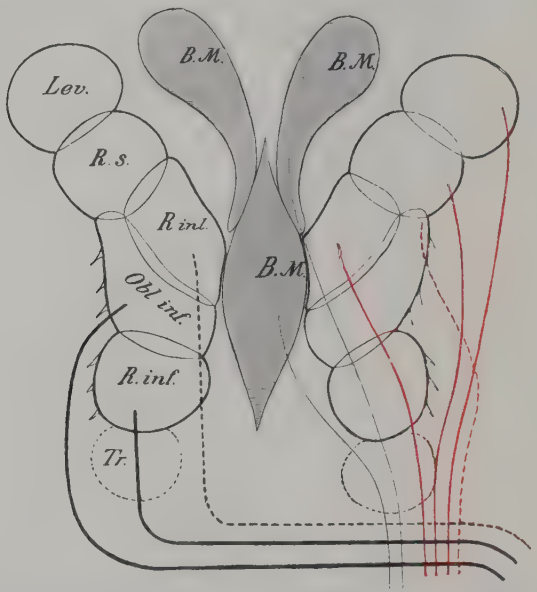
Muskeln der Iris) im vordersten Ende und die äußeren Muskeln im übrigen Abschnitt des Ursprungsgebietes des Oculomotorius repräsentiert sind.

In wesentlicher Übereinstimmung mit diesen Schlußfolgerungen hatten früher Hensen und Völckers (beim Hunde) beobachtet, daß eine Reizung am hinteren Ende des Bodens des III. Ventrikels Akkommodation und, wenn sie etwas mehr nach hinten stattfindet, Pupillenkontraktion bewirkt. Die Reizung an der vorderen Grenze des Aquaeductus Sylvii ergibt Kontraktion des Rectus internus; bei weiter distalwärts stattfindender Reizung wird der Reihe nach Kontraktion des Rectus superior, des Levator palpebrae superioris, des Rectus inferior und endlich des Obliquus inferior erzielt. Wenn

die Reizung die Seitenfläche oder die tieferen Teile der Vierhügel oder die Querschnittfläche des Sehhügels traf, kam eine Pupillenerweiterung zum Vorschein (vgl. unten S. 388).

Nach ähnlicher Methode erhielt Bernheimer bei schwacher elektrischer Reizung an Affen, an welchen die beiden Oculomotoriuskerne durch einen sagittalen Schnitt voneinander getrennt waren, je nach dem Ort der Reizung ganz isolierte Bewegungen jener Augenmuskeln, welche vom Kern derselben Seite innerviert waren, sowie isolierte Kontraktion der gleichseitigen Pupille. Letztere trat nur dann auf, wenn die Reizung innerhalb des Medianschnittes unter dem Aquaeductus im vorderen Drittel der vorderen Vierhügelgegend stattfand, d. h. in der Gegend, wo der kleinzellige Medialkern (Fig. 173, *Ke M*) liegt.

Betreffend die Verbindung der beiderseitigen Kerne des Oculomotorius untereinander dürfte aus den hierhergehörigen Erfahrungen geschlossen werden können,



Figur 174. Schematische Flächenprojektion des Oculomotoriuskerns, nach Bernheimer. Die roten Linien bezeichnen direkte, die schwarzen gekreuzte Wurzelfasern. *B.M.*, Binnenmuskeln des Auges; *Lev.*, Levator palpebrae sup.; *R.s.*, Rectus superior; *R.int.*, Rectus internus; *Obl.inf.*, Obliquus inferior; *R.inf.*, Rectus inferior; *Tr.*, Obliquus superior.

daß sowohl die Kerne der beiden Sphincteren als auch die Kerne derjenigen äußeren Augenmuskeln, welche bei synergischen Blickbewegungen gleichzeitig tätig sind, miteinander verbunden sind. Letzteres geht z. B. daraus hervor, daß die synergischen Blickbewegungen mit einemmal aufgehoben werden, wenn die paarige Kernregion der Augenmuskeln durch einen glatten sagittalen Medianschnitt gespalten wird (Bernheimer).

Nach vollständiger Trennung des Gehirns am vorderen Ende des Mittelhirns tritt eine merkwürdige Trägheit bei den Muskeln zum Vorschein, welche von Sherrington als azerebrale Rigidität bezeichnet wird und dadurch gekennzeichnet ist, daß gewisse Muskelgruppen steif werden. Die Extremitäten sind im Ellbogen- und Kniegelenk stark extendiert, der Schwanz steif usw. Dieser Zustand scheint von dem Einfluß der zentripetalen Nerven der betreffenden Körperregionen abhängig zu sein, denn die Steifheit z. B.

der Armmuskeln verschwindet nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln für den Arm.

Nach THIELE erklärt sich dieser Zustand unter der Annahme, daß vom Thalamus aus ein hemmender Einfluß durch eine, im Niveau der Vierhügel größtenteils sich kreuzende Bahn auf den zwischen der inneren Abteilung des Kleinhirnstiels und dem Corpus restiforme liegenden Deitersschen Kern ausgeübt wird. An und für sich würde nämlich letzterer eine tonische Reizung auf gewisse motorische Zellen des Rückenmarkes ausüben: wird dieser Einfluß durch einen Schnitt ins Kopfmark ausgeschaltet, so hört die Rigidität auf der gleichen Seite auf. Auch genügend große Läsionen des Kleinhirns rufen die Rigidität hervor, woraus THIELE folgert, daß ebenfalls das Kleinhirn auf den Deitersschen Kern den gleichen hemmenden Einfluß ausübt.

Bei reflektorischer Reizung eines in diesem Zustande befindlichen Tieres erscheinen koordinierte Bewegungen, welche mit den Lokomotionsbewegungen in einem unverkennbaren Zusammenhang stehen und zwar dadurch charakterisiert sind, daß z. B. die vordere Extremität links und die hintere Extremität rechts flektiert, während die vordere Extremität rechts und die hintere links gestreckt werden, und umgekehrt. Diese Reflexe, welche regelmäßig mit Flexion in der vom sensiblen Reiz direkt getroffenen Extremität beginnen, sind nicht selten alternierend. Auch werden dabei der Kopf und der Hals nach der gereizten Seite gedreht, der Mund geöffnet, die Lippen und die Zunge zurückgezogen, die Augenlider geöffnet, die Pupille erweitert; das Tier schreit oder jammert usw. Diese Reaktionen, welche, bei intaktem Großhirn, zum Teil als Begleiter schmerzhafter Empfindungen auftreten, erscheinen zuweilen einzeln oder in gewissen Kombinationen.

Auch bei elektrischer Reizung der distalen Schnittfläche des hinteren Teiles des Sehhügels erzielt man selbst bei durchschnittenen oder degenerierten Pyramidenbahnen Lokomotionsbewegungen.

§ 5. Das Zwischenhirn.

Daß das Zwischenhirn eine große physiologische Bedeutung hat, dafür sprechen die zahlreichen Verbindungen, welche zwischen diesem und der grauen Substanz des Großhirns einerseits und den zentripetalen Nervenbahnen andererseits stattfinden, in der beredtesten Weise. In das Zwischenhirn treten nämlich von unten her alle die Leitungen ein, in welchen man die Fortsetzung der hinteren Wurzeln zu suchen hat (der Hauptteil der Schleifenschicht, obere Kleinhirnschenkel und Längsbündel der Formatio reticularis), sowie auch die Fasern der zentripetalen Hirnnerven. Vom Zwischenhirn setzen sich diese Bahnen nach der Großhirnrinde fort. Diese entsendet ihrerseits Fasern nach dem Zwischenhirn, von welchem aus weitere zentrifugale Bahnen ausgehen (die zentrale Haubenbahn und Fasern, welche in das zentrale Höhlengrau der Vierhügel und der Rautengrube [Vaguskern usw.] gelangen; FLECHSIG).

Im Corpus subthalamicum haben Karplus und Kreidl bei der Katze und dem Affen eine Stelle nachgewiesen, deren Reizung die gleichen Wirkungen auf das Auge ausübt, wie die Reizung des Halssympathicus. Da diese Wirkungen auch nach der Degeneration der von der Großhirnrinde hinabsteigenden Fasern auftreten, können sie nicht die Folge der Reizung etwaiger durchgehender Faserzüge darstellen, sondern sind auf die Reizung eines Zentrums zu beziehen, das unter Vermittlung des Centrum cilio-spinale (vgl. II, S. 230) den Halssympathicus beeinflußt. Dieses Zentrum wird von der Großhirnrinde (dem Frontallappen) sowie durch schmerzhafte Reize zentripetaler Nerven erregt.

Die experimentellen und klinischen Erfahrungen über Operationen bzw. Erkrankungen des Zwischenhirns sind nicht derart, daß wir uns daraus irgendwelche, wenn auch nur rohe Vorstellung von seiner eigentlichen Aufgabe bei unversehrtem Großhirn bilden könnten. Es scheint aus der klinischen Erfahrung, wie auch aus der anatomischen Untersuchung nur hervorzugehen, daß die verschiedenen Kerne des Zwischenhirns verschiedene Aufgaben haben, und daß also dort eine gewisse und zwar ziemlich scharfe Lokalisation verschiedener Bahnen und deren Verbindungen stattfindet. Bei einer zirkumskripten Läsion des Sehhügels werden daher gewisse zentripetale Erregungen ausfallen und dadurch, wie v. Monakow bemerkt, manche zusammengesetzten Bewegungen lückenhaft werden; manche andere werden durch sensible Reize in abnormer Weise geleitet und dirigiert, indem einzelne Komponenten überreizt, andere gehemmt werden.

Auf der anderen Seite scheinen aber die Bedingungen für die Vertretung der Verrichtungen eines zerstörten Teiles des Sehhügels sehr günstig zu sein, so daß bei nicht zu umfangreicher Läsion die Ausfallserscheinungen nur vorübergehend sind und sogar ganz ausbleiben können. Dies wird wohl zum Teil dadurch zu erklären sein, daß die Sehhügel bilateral wirksam sind, wobei auch der sie verbindenden Commissura mollis eine gewisse Bedeutung zukommt.

§ 6. Die Leistungen des Hirnstammes an und für sich.

Wenn es uns auch bisher nicht möglich war, die Leistungen der einzelnen Zentren der Brücke, der Vierhügel, der Sehhügel usw. genauer festzustellen, so besitzen wir doch Beobachtungen an großhirnlosen Tieren, die uns lehren, welcher Verrichtungen das zentrale Nervensystem nach Ausschaltung des Großhirns noch mächtig ist. Die Zusammenstellung der hierbei noch zurückgebliebenen Funktionen mit den schon besprochenen, welche nach Ausschaltung aller Hirnabschnitte vor dem Kopfmark erscheinen, erlaubt uns wenigstens eine allgemeine Vorstellung von den Gesamtleistungen der betreffenden Teile des Hirnstammes (Zwischen-, Mittel- und Hinterhirn) zu gewinnen.

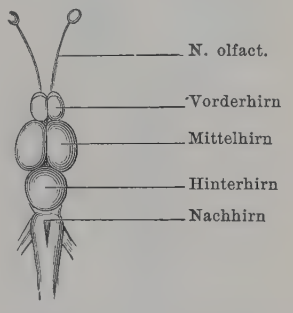
Das niedrigste Wirbeltier, der Amphioxus, besitzt kein eigentliches Gehirn, sondern das Hirn stellt den vorderen, leicht erweiterten Teil des Rückenmarkes dar,

welches von vorn und seitlich den Hirnventrikel (ovales Grübchen) umringt und nach hinten in den Rückenmarkskanal übergeht. Dieses „Gehirn" besteht aus einer inneren gangliösen und einer äußeren, aus Nervenfasern gebildeten Masse. In jener finden sich meist vielfaserige Ganglienzellen; ihre Fasern gehen in die Nervenfasern der äußeren Schicht über, welche längs gelagert sind.

Steiner teilte den Fisch in zwei Stücke, einen Kopf- und einen Schwanzteil. Nach einigen Minuten führten die beiden Teile, wenn sie mechanisch gereizt wurden, ganz regelmäßige Lokomotionen aus unter gleichzeitiger Erhaltung des Gleichgewichtes, und beide stets mit dem Kopfende voran. Hörte die Bewegung auf, so fielen die Stücke auf die Breitseite. Man konnte den Amphioxus auch in drei oder vier Teile zerschneiden: jeder dieser Teile machte unter den angegebenen Bedingungen die Lokomotionen. Aus diesen Beobachtungen folgerte Steiner, daß der Leib des Amphioxus aus lauter gleichwertigen Metameren besteht und kein allgemeines Bewegungszentrum besitzt.

Danilewsky, mit dem Polimanti in allem Wesentlichen übereinstimmt, hat ganz anderslautende Ergebnisse erhalten. Nach Durchschneidung des Tieres in zwei Hälften bemerkt man mitunter in dem vorderen Teile noch „willkürliche" Bewegungen: ohne merkbaren äußeren Reiz biegt sich oder streckt sich derselbe (jedoch ohne Lokomotion), während der hintere Teil die ganze Zeit vollkommen unbeweglich bleibt. Bei künstlicher Reizung werden bei dem vorderen Teil leichter als bei dem hinteren Bewegungen erzielt, welche 15—30 Sekunden nach der Reizung andauern und in einer ganzen Reihe von leichten Biegungen und Streckungen bestehen.

Schneidet man dem Tiere den „Kopf" ab, so hören die soeben beschriebenen willkürlichen Bewegungen auf. Das Tier ändert spontan seine Lage 1—2 und mehr Tage hindurch gar nicht, wenn man jeden äußeren Reiz beseitigt. Die reflektorischen Bewegungen bei künstlicher Reizung sind vollständig normal, jedoch nicht ausgiebig, auch ist die Erregbarkeit des kopflosen Tieres beträchtlich geringer als bei dem vorderen Teil des in zwei Hälften geteilten Tieres.



Figur 175. Das Gehirn von Squalius cephalus, nach Steiner.

Aus diesen und anderen gleichartigen Beobachtungen zieht Danilewsky den Schluß, daß im sogen. Gehirn des Amphioxus die Zentren der willkürlichen Bewegungen gelegen sind; Zerstörung oder Trennung desselben von dem übrigen zentralen Nervensystem hat Bewegungslosigkeit zur Folge, solange nicht irgendein äußerer Reiz von genügender Stärke auf das Tier einwirkt.

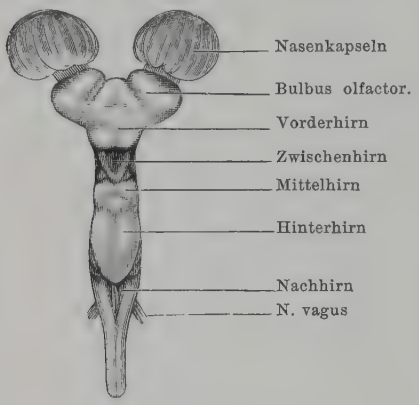
Bei den eigentlichen Fischen ist das Großhirn nur wenig entwickelt, und bei den Cyklostomen und den Teleostei besteht der Mantelteil nur aus einer zusammenhängenden einschichtigen Lage von Epithelzellen.

Nach Exstirpation des Großhirns bei einem Teleostier (Squalius cephalus, Fig. 175) bewegt sich das Tier ganz wie ein normales Tier, und es ist nach Steiner nicht möglich, eine Anomalie in seinen Bewegungen zu entdecken. Wirft man ihm einen lebenden Regenwurm zu, so schießt er auf denselben los, fängt ihn auf, während er noch fällt, und verschlingt ihn. Wirft man einen Bindfaden von etwa gleichen Dimensionen ins Wasser, so schießt er ebenfalls auf denselben los, dreht sich aber wieder um, bevor er ihn erreicht hat, oder erfaßt ihn, um ihn gleich wieder fallen zu lassen. — Der operierte Fisch ist ferner wählerisch mit dem Futter; er hörte auf, Regenwürmer zu nehmen, wenn ihm aber Schaben oder Brot zugeworfen wurden, holte er diese neue Nahrung von der Oberfläche und konnte nunmehr von neuem auf diese Weise gefüttert werden. — Wenn man eine rote und vier weiße Oblaten auf die Oberfläche des Wassers wirft, so wählt der Fisch regelmäßig erst die rote, dann die weißen. — Der operierte Fisch

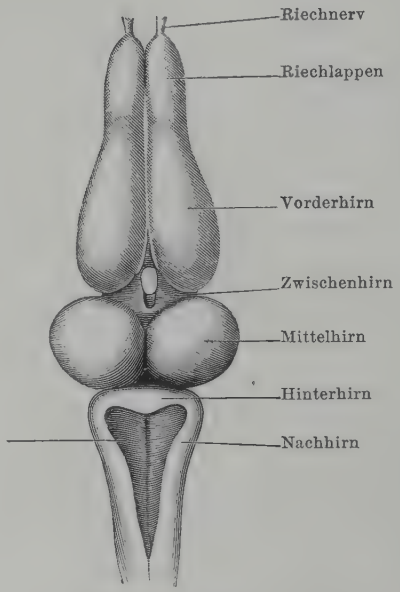
ist nicht dazu zu bewegen, einen Regenwurm direkt aus der Hand des Beobachters zu nehmen, tut es aber, wenn der Wurm an einen längeren Faden gebunden ist. — Endlich ist zu erwähnen, daß der großhirnlose Fisch mit seinen unversehrten Genossen Zärtlichkeiten austauscht, wie es die normalen Fische gegenseitig tun.

Aus allen diesen Beobachtungen geht hervor, daß die Ausschaltung des Großhirns bei der betreffenden Gattung gar keine bemerkbaren Störungen zur Folge hat; bei diesem Tiere sind also die übrigen Teile des zentralen Nervensystems — soweit man dies aus dem Verhalten des operierten Tieres schließen kann — für die volle Entfaltung aller zentralen Verrichtungen genügend.

Welche Bedeutung das nur gering entwickelte Zwischenhirn hierbei hat, darüber liegen keine Versuche vor. Steiner hat aber Versuche mitgeteilt, wo er außer dem



Figur 176. Das Gehirn von Scyllium canicula, nach Steiner.



Figur 177. Das Gehirn des Frosches, nach Steiner.

Großhirn auch das Zwischen- und Mittelhirn abgetragen hat: nach dieser Operation liegt der Fisch auf der Seite oder auf dem Rücken, ohne Bewegungen zu machen; die Flossen hängen schlaff am Leibe. Wir können also wenigstens so viel sagen, daß die höheren Verrichtungen des zentralen Nervensystems von dem Zwischen- und Mittelhirn abhängen — über den Anteil des einen oder des anderen läßt sich aber aus den vorliegenden Beobachtungen nichts schließen.

Auch die Selachier (Scyllium canicula, Fig. 176) vertragen die Exstirpation des Großhirns ohne irgendwelche Störungen der Bewegungen usw. Nach einigen Gängen läßt sich das Tier auf dem Grunde nieder, wo es viele Stunden unbeweglich verharrt, vielleicht auch Tage, denn Steiner hat es ohne äußere Anregung kaum in Bewegung gesehen. Es ist allerdings wahr, daß die Tiere nach dieser Operation spontan keine Nahrung zu sich nehmen. Diese bemerkenswerte Störung ist indessen nicht an die Großhirnexstirpation gebunden, sondern durch die gleichzeitig erfolgende Ausschaltung der Geruchsloben bedingt, wie ohne weiteres daraus hervorgeht, daß die alleinige Exstirpation dieser Teile dieselbe Störung bewirkt. Auch zeigt eine genauere Untersuchung,

wie ein normaler Haifisch sich bei der Nahrungsaufnahme verhält, daß er dabei gerade durch den Geruchssinn geleitet wird.

Auch die gleichzeitige Exstirpation des Großhirns und des Zwischenhirns ruft nur geringfügige Störungen hervor. Da diese Operation die Zerstörung der Nervi optici einschließt, sind solche Tiere blind. Bringt man einen so operierten Haifisch ins Wasser, so schwimmt er vollkommen normal. Aber man merkt, daß er nach einiger Zeit, die kürzer zu sein scheint, als bei Fischen, deren Vorderhirn allein abgetragen war, sich irgendwo in einer Ecke oder an der Wand feststellt, dort die längste Zeit stehen bleibt und wenigstens innerhalb der beobachteten Zeit nur auf Reizung zu Bewegungen übergeht.

Nach Abtragung des Vorder-, Zwischen- und Mittelhirns macht der Haifisch niemals spontane Bewegungen. Bei künstlicher Reizung macht er ganz gute und regelmäßige Lokomotionen, welche, solange er nicht die Bewegungsebene wechselt, vollständig äquilibriert sind. Sobald dies geschieht, verliert er leicht das Gleichgewicht und bleibt auf dem Rücken liegen. Legt man diesen Fisch auf den Rücken, so zeigt er deutlich das Bestreben, sich wieder auf die Bauchseite in seine normale Lage umzukehren — was ihm jedoch nicht immer gelingt.

Die sogen. spontanen Bewegungen und die feinere Koordination der Bewegungen scheinen also auch bei den Haifischen an das Zwischen- und Mittelhirn gebunden zu sein; die unteren Teile des Gehirns genügen aber allein für sich zu einer ziemlich genauen Koordination von künstlich eingeleiteten Lokomotionsbewegungen.

Beim Frosch (Fig. 177) exstirpierte Schrader, ohne das Zwischenhirn zu lädieren, das Großhirn. Dabei traten keine merkbaren Störungen auf; die Frösche bewegten sich „spontan“ von dem einen Ort zum anderen, verließen sogar den absolut erschütterungsfreien Galvanometerpfeiler, schwammen im Wasser ganz wie normale Frösche, gruben sich im Beginn der Winterkälte in die Erde oder unter Steine ein; im Freien überwintert paßten sie sich den äußeren Bedingungen in gleichem Umfange und mit gleichem Erfolge an wie ihre nicht operierten Genossen. Als sie aus dem Winterschlaf erwachten oder im Sommer, Monate nach vollendeter Verheilung, fingen die operierten Frösche ganz wie normale Tiere alle im Gefäß befindlichen Fliegen usw.

Dagegen erschien nach gleichzeitiger Läsion des Zwischenhirns ein von Goltz früher als Folge der alleinigen Ausschaltung des Großhirns beschriebener Zustand, bei welchem allerdings keine Bewegungs- usw. Störungen vorkamen, wo aber das Tier alles, was als Spontaneität bezeichnet werden könnte, verloren hatte. Wenn es nicht durch eine äußere Reizung zum Sprung erregt wird, sitzt ein solches Tier vollkommen still, bis es zu einer Mumie eintrocknet; wieviel Fliegen auch ins Gefäß gebracht werden, das Tier versucht keine einzige zu fangen: mitten im Überfluß hungert es zu Tode, wenn es nicht künstlich gefüttert wird. Alle seine Bewegungen sind vollständig mit denen eines normalen Frosches übereinstimmend, nur mit der wichtigen Differenz, daß sie sich ganz maschinenmäßig darstellen und nach einer bestimmten Reizung immer dieselben sind. Da die Sehnerven noch in unversehrtem Zusammenhang mit dem Gehirn stehen, wird das Tier bei seinen Bewegungen durch Gesichtseindrücke beeinflußt, vermeidet Hindernisse, welche es umgeht oder überspringt. Wenn das Tier mittels einer Schraube langsam unter die Wasseroberfläche getaucht wird, so läßt es dies geschehen, ohne sich zu bewegen. Je nachdem die Lungen mehr oder weniger lufthaltig sind, schwimmt das Tier ganz unbeweglich in verschiedener Tiefe usw.

Bei den Fischen und Fröschen genügt also anscheinend das zentrale Nervensystem einschließlich des Zwischenhirns, um alle die Leistungen des Tieres ganz wie beim normalen Tiere zu regulieren (mit Ausnahme natürlich

desjenigen Einflusses, welchen die Geruchsempfindungen ausüben). Nachweisbare Veränderungen stellen sich bei den Haifischen erst nach Ausschaltung des Zwischen- und Mittelhirns, beim Frosch nach Läsion des ersteren dar.

Bei der Eidechse beobachtete Steiner nach Entfernung des Großhirns keine andere Störung als Ausfall der spontanen Nahrungsaufnahme und der willkürlichen Bewegungen. Bei Reizung bewegt sich das Tier vollkommen normal, weicht Hindernissen aus, klettert an der Wand des Käfigs in die Höhe, zeigt keine Störungen des Muskelsinnes usw. Dagegen flieht es nicht mehr auf Bedrohung, wie die unversehrten Tiere es tun. Auch wenn Großhirn und Zwischenhirn abgetragen werden, kann die Eidechse auf Reizung vollkommen normale Bewegungen, ja sogar große Sprünge machen. Das Tier scheint aber nach kurzer Zeit wieder in Ruhe zu verfallen, und seine Bewegungen beim Klettern scheinen weniger genau reguliert zu sein als bei den Tieren mit beibehaltenem Zwischenhirn.

Die Schildkröte mit vollständig exstirpiertem Großhirn unterscheidet sich nur wenig vom normalen Tier. Sie führt „spontane" Bewegungen aus, reagiert wie normale Tiere auf Lichtreize und vermag Gesichtseindrücke in gleicher, zweckentsprechender Weise zu verwerten. Unsicher ist es aber, ob ein solches Tier seine Nahrung spontan aufnimmt. Wenigstens ließ eine großhirnlose Schildkröte während drei Tagen Kaulquappen, welche ihr in demselben Gefäß zugeführt wurden, unberührt. Da aber dasselbe auch bei einer Schildkröte, an welcher die Olfactorii peripher durchschnitten waren, stattfand, ist es nicht unmöglich, daß hier wie beim Scyllium gerade der Ausfall der Geruchserregung das Bestimmende gewesen ist.

Bei totaler Exstirpation des Großhirns und partieller des Zwischenhirns wird die Schildkröte, wegen der Durchschneidung der Optici, blind. Dessenungeachtet vermag sie sich noch im Raum vortrefflich zu orientieren, ihre „spontanen" Bewegungen sind zwar nicht aufgehoben, aber doch sehr selten. Auch zeigen sich bei ihrem Gang und ihrer Körperstellung einige kleine Abnormitäten (Bickel).

Wenn endlich Groß-, Zwischen- und Mittelhirn an der Schildkröte abgetragen werden, so tritt bei ihr eine merkwürdige, zuerst von Fano beobachtete Erscheinung auf, nämlich ein auffälliger Bewegungsdrang (vgl. das ähnliche Verhalten beim Frosch, II, S. 371). Das Tier kriecht rastlos, aber völlig planlos herum, wechselt zwischen Wasser- und Landaufenthalt usw. Die Bewegungen zeigen aber unverkennbare Abnormitäten: die Extremitäten werden beim Gang zu hoch gehoben, zu weit ausgestreckt und bald zu weit seitlich oder zu weit medial auf den Boden aufgesetzt; infolgedessen schwankt der Panzer hin und her und schlägt abwechselnd mit seinen beiden Vorderseitenkanten auf den Boden auf.

Die Eidechse und die Schildkröte unterscheiden sich also nach Ausschaltung des Großhirns von den niederen Wirbeltieren eigentlich nur dadurch, daß sie, wie es scheint, die Nahrung nicht spontan aufnehmen; die Eidechse außerdem dadurch, daß sie keine „spontanen" Bewegungen mehr macht. Das Großhirn dürfte also bei diesen Tieren noch nicht die große Bedeutung bekommen haben, welche es bei den höheren Wirbeltieren (Vögeln und Säugetieren) besitzt. Auch bei diesen kann aber nachgewiesen werden, daß die niederen Teile des zentralen Nervensystems ohne Beteiligung des Großhirns eine sehr umfangreiche Tätigkeit entfalten können.

Unter den zahlreichen hierhergehörigen Beobachtungen an Vögeln, welche seit Rolando über diesen Gegenstand gemacht worden sind, werde ich nur die von Schrader an Tauben hier mitteilen. Die Tiere überlebten die Operation 4—5 Wochen

und starben dann zufolge fortschreitender allgemeiner Schwäche, die sich etwa in der vierten Woche einstellte.

Während der ersten 3—4 Tage zeigten die Tiere einen schlafähnlichen Zustand. Sie standen mit gesträubtem Gefieder und angezogenem Kopf, geschlossenen Augen, oft auf einem Bein, wo man sie hinstellte. Ab und zu schüttelten sie sich, putzten das Gefieder mit dem Schnabel, streckten sich wie schlaftrunken und machten nur bei der Kotentleerung einige Schritte. Warf man sie in die Luft, so flogen sie schräg abwärts, stießen gegen die Wände und sonstige Hindernisse und kamen mehr fallend auf dem Boden an, um alsbald wieder in ihren Stupor zu versinken; kurz die Tiere schienen jeder Initiative zu Bewegungen bar, und man konnte sie für blind und taub halten und ihnen auch getrost Getast absprechen. Sind aber die ersten Tage glücklich überstanden, so ist das Bild ein wesentlich anderes.

Das Tier wandert jetzt unermüdlich in dem Zimmer umher. Das Tempo ist ein mäßig geschwinder Schritt, doch sieht man häufig, daß mit der Dauer der Bewegung sich allmählich die Geschwindigkeit derselben steigert bis zum Laufschritt, der dann von selbst in das gewöhnliche Tempo übergeht oder auch plötzlich unterbrochen wird, dadurch, daß das Tier sich zum Schlafen anschickt. Daß diese Bewegungen nicht von einem abnormen Reizungszustand bedingt sind, folgt unter anderem daraus, daß Tauben, welche sich bei Tage lebhaft umhertrieben, die Nacht hindurch vollkommen ruhig auf einer und derselben Stelle schliefen.

Von Anbeginn an sind diese Bewegungen durch Gesichtseindrücke bestimmt, denn das Tier vermeidet allerlei Hindernisse etwa wie eine normale Taube. Die Bewegungen werden nach Tasteindrücken vollkommen reguliert und alle Gleichgewichtsveränderungen durch die entsprechenden Bewegungen kompensiert.

Auf Gehöreindrücke wurde nur die Reaktion beobachtet, daß das Tier bei dem Knall eines Zündhütchens zusammenschrak. Allerhand Töne und Geräusche hatten auf den Ablauf der Bewegungen keinen Einfluß.

Die entgroßhirnte Taube wird in ihren Bewegungen leicht gehemmt: man braucht nur das Tier leicht zu berühren oder aufzuheben und wieder niederzusetzen, und es wird sofort den Kopf anziehen, das Gefieder sträuben — und einschlafen.

Durch besonders geplante Versuche gelang es, bei diesen Tauben Bewegungsvorgänge nachzuweisen, durch welche ein bestimmtes Ziel erstrebt wurde. Man stellte z. B. eine Taube auf die mit Zeugstoff überzogene Platte des Stöpsels einer großen Glasflasche. Die Flasche war so aufgestellt, daß sich die Taube 1—2 m über dem Fußboden befand. Dann stellte man 1—2 m von der Flasche ein gleichhohes Reck auf: binnen kurzem flog die Taube auf das Reck zu und faßte auf demselben festen Fuß. Ja, wenn man den Versuch so einrichtete, daß die Taube die Wahl hatte, auf ein Reck oder einen einige Meter weiter entfernten Tisch zu fliegen, so gab sie entschieden dem letzteren den Vorzug.

Vom Boden flog sie aber fast niemals spontan auf. Auch konnte es nicht mit Sicherheit erwiesen werden, daß die entgroßhirnte Taube von selbst wieder fraß.

Kurz zusammengefaßt machen also alle Handlungen, welche an der entgroßhirnten Taube beobachtet werden, den ganz unverkennbaren, eigenartigen Eindruck eines Automaten. Sie sind sehr mannigfach, sehr kompliziert, aber doch in ihrem Ablauf regelmäßig, bis zu einem hohen Grade unter gegebenen Verhältnissen voraus zu bestimmen. Das entgroßhirnte Tier bewegt sich in einer Welt von Körpern, deren Lagerung im Raum, Größe und Gestalt die Form seiner Bewegungen bestimmen, die aber unter sich im Verhältnis zu dem Tiere sämtlich vollkommen gleichwertig sind. Für das entgroßhirnte Tier ist jedes Ding nur eine raumerfüllende Masse,

es geht einer anderen Taube ebenso aus dem Wege wie einem Stein, oder versucht, über beide hinwegzusteigen. Es ist ganz gleichgültig, ob ein lebloser Körper oder eine Katze, ein Hund usw. dem Tiere im Wege steht. Ein entgroßhirntes Männchen girrt noch und zeigt deutliche Brunst — aber seine Bemühungen sind gegenstandslos, es scheint vollkommen gleichgültig, ob ein Weibchen zugegen ist oder nicht. Setzt man ein solches zu ihm, so bleibt es völlig unbeachtet. Ebensowenig zeigt das Weibchen Interesse für seine Jungen. Die eben flügge gewordenen Jungen verfolgen die Mutter, unaufhörlich nach Futter schreiend. Sie könnten ebensogut einen Stein um Nahrung bitten.

Die zurückgebliebenen Verrichtungen sind aber jedenfalls sehr bedeutungsvoll. Zu einem wie großen Teil sie von dem Zwischenhirn abhängen, läßt sich wegen Mangel an näheren Untersuchungen hierüber nicht bestimmt entscheiden. Daß dieses immerhin hierbei eine wesentliche Rolle spielt, dürfte mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit aus der Beobachtung Schraders hervorgehen, daß Tiere, an welchen die Thalami optici in großer Ausdehnung mitverletzt waren, gelegentlich über niedrige Hindernisse stolperten und passive, geringe Verlagerungen ihrer Extremitäten nicht sofort korrigierten.

In bezug auf die Säugetiere besitzen wir Beobachtungen an Kaninchen, Hunden und Affen, denen das Großhirn vollständig exstirpiert worden ist.

Das mit Schonung des Zwischenhirns entgroßhirnte Kaninchen saß, nach Christiani, unmittelbar nach der Operation da, wie normale Tiere zu sitzen pflegen, und ergriff, wie solche, die Flucht, wenn man es, namentlich an den hinteren Extremitäten festzuhalten suchte.

Auch „spontane" Ortsveränderungen fanden ab und zu statt, wenn die Tiere am Einschlafen verhindert wurden. Wenn man sich nicht mit den Tieren beschäftigte und stärkere äußere Reize fernhielt, so fielen sie leicht in Schlaf. Aus diesem Schlafe wachten sie von selbst auf. Sie gingen dann eine Zeitlang umher, um sich schließlich wieder zur Ruhe zu begeben und einzuschlafen. Bei diesen Bewegungen zeigte sich durchaus nichts Abnormes: die Tiere wichen Hindernissen aus, ohne dieselben zu berühren; sie machten mitten in der Bewegung halt; sie erkletterten und ersprangen Anhöhen usw.

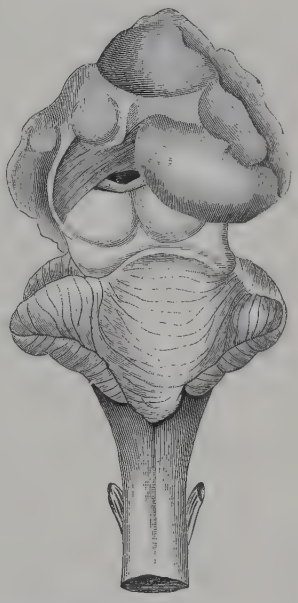
Auch ohne Großhirn kann also das Kaninchen seine Bewegungen ganz normal und zwar auch unter Mitwirkung des Gesichtssinnes regulieren. Nähere Beobachtungen über das Verhalten der Tiere liegen nicht vor, da sie nicht länger als etwa 12 Stunden nach der Operation beobachtet wurden.

Daß diese Regulation wesentlich durch das Zwischenhirn erfolgt, scheint aus den Beobachtungen Christianis an Kaninchen hervorzugehen, die auch des Zwischenhirns beraubt wurden, oder bei denen dieses ausgiebig lädiert wurde: in diesem Falle ging die zur Ortsveränderung und zur Erhaltung des Gleichgewichts beim Sitzen und Stehen notwendige Koordination ganz verloren.

Viel bedeutungsvoller als diese Beobachtungen sind indes diejenigen, welche Goltz am entgroßhirnten Hunde, der die Operation sehr lange

überlebte, ausgeführt hat. Bei dem Hunde, dessen Geschichte ich jetzt wiedergeben werde, erstreckte sich die Zerstörung allerdings nicht allein auf das Großhirn, sondern es waren auch das Zwischenhirn sowie die Vierhügel der linken Seite dabei in großem Umfange zerstört worden. Die Verrichtungen, welche von dem zentralen Nervensystem nach Ausschaltung des Großhirns noch besorgt werden können, sind daher noch umfangreicher als diejenigen, welche beim betreffenden Tiere zum Vorschein kamen.

Da dieser Versuch für unsere Vorstellung von den Leistungen des zentralen Nervensystems die größte Bedeutung hat, halte ich es für angezeigt, ihn hier ziemlich ausführlich zu referieren. Zuerst teile ich aus dem Sektionsbericht folgendes hier mit (vgl. Fig. 178).



Figur 178. Der Rest eines Hundehirns nach Exstirpation der beiden Großhirnhemisphären, nach Goltz.

Kopfmark und Kleinhirn vollkommen normal. Der linke vordere Vierhügel stark abgeplattet, zusammengesunken, entschieden erweicht und graugelblich verfärbt. Der linke hintere Vierhügel zeigt Spuren der gleichen Veränderung. Der dritte Ventrikel liegt frei vor. Vom Balken oder Fornix ist nichts zu bemerken. Als ein breites, dünnes, stark vaskularisiertes braunes Band spannt sich quer durch den Ventrikel die Commissura mollis. Die Wandungen des Ventrikels zeigen ein spiegelndes Ependym, sind aber stark abgeplattet.

Der Rest des linken Großhirns plus Thalamus opticus mißt in der Längsachse, vom vorderen Vierhügel ab gemessen, 1.7 cm. Er besteht aus einem stark braunerweichten Rest des Thalamus opticus und Corpus striatum. Der Rest des rechten Vorderhirns plus Thalamus opticus mißt in seiner längsten Ausdehnung 3 cm. Er besteht ebenfalls aus braunerweichten Resten des Thalamus opticus und Corpus striatum. Darauf liegt vielleicht ein ebenfalls in brauner Erweichung begriffener Rest des Cornu Ammonis.

Die Basis des Kopfmarkes und der Brücke sowie die zugehörigen Nervenwurzeln sind normal. Die Pyramiden fehlen aber ganz; wo sie am normalen Gehirn stark vorspringen, zeigt sich hier eine deutliche seichte Vertiefung.

Das Chiasma von verdichteter Pia eingehüllt. Der rechte N. opticus ist breiter und dünner als der linke und entschieden grau gefärbt, während der linke annähernd normal erscheint. Die Tractus optici sind nicht sicher zu erkennen.

Der Rest des Vorder- und Zwischenhirns mißt an der Basis, vom vorderen Rande der Brücke gemessen, rechts 2.1, links 1.9 cm. Die größte Breite des ganzen Restes beträgt 3 cm, seine größte Dicke links 1.2, rechts 2.3 cm. Man kann an diesem Reste beiderseits den basalen Teil des Schläfenlappens erkennen. Derselbe erscheint beiderseits als eine mit klarer Flüssigkeit gefüllte Blase mit zum Teil durchscheinender intensiv braun gefärbter Wand. Der Hohlraum der Blase dürfte dem stark erweiterten Rest des Unterhorns entsprechen. Die Wandung enthält braunerweichte Hirnmantel- und Rindensubstanz.

Diese basalen Reste der Schläfenlappen sind das einzige, was von der Mantelsubstanz des Großhirns erhalten geblieben ist, aber in dem Zustande höchster Atrophie.

Die Wand der Zysten ist zum Teil spinnwebendünn und von intensiver brauner Erweichung.

Dem Tiere, auf welches sich dieser Sektionsbericht bezieht, wurde am 27. Juni und 23. November 1889 in zwei Séancen die linke Großhirnhemisphäre, am 17. Juni 1890 die ganze rechte Hemisphäre exstirpiert. Nach dieser letzten Operation lebte das Tier bis zum 31. Dezember 1891, an welchem Tage es durch Verblutung getötet wurde. Das Tier wurde also über anderthalb Jahre beobachtet.

Schon am 3. Tage nach der letzten Operation (20. Juni 1890) ging das Tier von selbst, ohne zu fallen, im Zimmer umher. Von da ab kräftigte sich seine Fähigkeit zu Ortsbewegungen so schnell, daß es am 22. Juli ohne Schwierigkeit eine schiefe Ebene von 20° Neigung emporstieg. Das Vermögen, gröbere Bewegungen auszuführen, war also vollständig erhalten.

Nach einigen Monaten stellten sich beträchtliche Ernährungsstörungen dar, indem der Hinterkörper des Tieres von Tag zu Tag abmagerte. Durch überreichliche Fütterung gelang es indes, der fortschreitenden Abmagerung der Hinterbeine Halt zu gebieten, aber die Sicherheit der Bewegungen, die der Hund wenige Wochen nach der Operation besaß, kehrte nicht wieder. Trotzdem vermochte er noch wenige Tage vor dem Tode, sich auf den Hinterbeinen aufzurichten und die Vorderfüße auf die Schranke seines Käfigs zu setzen.

Die Ursache dieser Abmagerung liegt, nach Goltz, zum Teil wenigstens darin, daß sich das Tier in seinem Käfig unaufhörlich bewegte, sowie daß bei ihm Schlaf und Ruhe kürzer waren als bei normalen Tieren. Zum Teil wird dies vielleicht auch von einer nicht ganz genügenden Wärmeregulation bedingt, indem der Wärmeverlust größer als beim normalen Tiere war. Wenigstens wird angegeben, daß die Haut auffallend warm war. Sonst erfolgte die Wärmeregulation, wie schon aus der langen Lebensdauer des Tieres hervorgeht, nur mit geringen Störungen; beim Schlaf rollte sich das Tier etwa wie ein normaler Hund zusammen, in einem warmen Zimmer wurde die Respiration beschleunigt und die Zunge herausgestreckt, bei Kälte traten Zitterbewegungen ein.

Die Verdauung fand in normaler Weise statt, die Zunge und die Zähne waren normal; aus dem Maul kein übler Geruch; die Kotentleerungen von normaler Konsistenz und Farbe. Über die Ausnützung der Kost wurden keine Untersuchungen gemacht. Der Harn enthielt nie Eiweiß oder Zucker. Das Tier zeigte keine Zeichen der Brunst.

Die gröberen Bewegungen, die Ortsveränderungen usw. gehen ziemlich gut vonstatten, und der Gang auf einem rauhen Boden ist ziemlich sicher. Auf glattem Boden gleitet das Tier leicht aus, erhebt sich dann aber von selbst ohne Unterstützung. Das Tier trat beim Umherwandern niemals mit dem Fußrücken auf. Beugte man ihm gewaltsam die Zehen und setzte sie mit der Rückseite auf den Erdboden, so verbesserte es diese Stellung sofort.

Stellte man das Tier so auf den Tisch, daß eine der Pfoten auf einer Falllücke stand, und senkte man dann diese, so folgte der Fuß zwar eine Weile der sinkenden Lücke, aber der Hund verlor nicht das Gleichgewicht, sondern hob alsbald die Pfote wieder aus der Versenkung heraus.

Der Hund verletzte sich einmal die eine Hinterpfote. Bis zur Ausheilung der Wunde hinkte er unter freiwilliger dauernder Hebung des wunden Beines auf den drei gesunden Beinen herum.

Also fand bei diesem Tiere die Regulation der Körperbewegungen noch in einer sehr ausgiebigen Weise statt. Dennoch war es ihm nicht möglich, zielbewußt den Ort zu finden, wo man ihn anfaßte. Packte man den linken Hinterfuß z. B., so schnappte er allerdings nach links, es gelang ihm indes nur selten, die beleidigende Hand zu treffen, sondern er streifte sie nur mit den Zähnen oder biß vollständig in die Luft.

Der Tastsinn des Tieres war merkbar abgestumpft. Blies man dem Tiere mit Hilfe einer feinen Röhre Luft zwischen die Haare des Fußrückens, so machte es keine Bewegung; ebenso unempfindlich schien es gegen Anblasungen der Nase zu sein. Einzelne Teile der Körperoberfläche, wie z. B. das Innere der Ohrmuschel, erwiesen sich aber auch bei diesem Tiere als äußerst empfindlich. Bei stärkerer Hautreizung reagierte es indes stark und konnte dadurch auch aus dem Schlaf erweckt werden. Wenn man es an irgendeiner Hautstelle zerrte oder drückte, während es umherging, so gab es seinen Unwillen durch verschiedenartige Äußerungen der Stimme kund oder biß sogar.

Um den Geschmackssinn zu prüfen, machte Goltz folgenden Versuch. Er teilte zwei Portionen Pferdefleisch in zwei Schalen ab. Der einen Portion wurde Milch zugesetzt, die andere mit einer intensiv bitter schmeckenden Lösung von schwefelsaurem Chinin übergossen. Als er dem Tiere nacheinander einige mit Milch benetzte Fleischstücke dicht an die Nase hielt, wurden sie von diesem mit den Vorderzähnen erfaßt, zerkaut und hinuntergeschluckt. Jetzt reichte er dem Tiere plötzlich ein in die Chininlösung getauchtes Stück. Es ergriff auch dies und kaute einigemal darauf. Dann verzerrte es das Maul und spie das bittere Stück aus.

Der Geruchssinn war natürlich verloren gegangen; nur durch die Reizung der Trigeminuszweige konnten scharfe Dämpfe eine Reaktion des Tieres bewirken.

Die Gehörempfindungen des Tieres waren außerordentlich herabgesetzt. Jedoch gelang es, das schlafende Tier durch ein starkes Geräusch zu erwecken, auch wenn das Instrument so gehalten wurde, daß der Luftstrom die Haut gar nicht traf.

Vom Gesichtssinn ist nur zu erwähnen, daß die Pupillen beider Augen sich auf Lichtreiz lebhaft zusammenzogen; ferner konnte sicher beobachtet werden, daß der Hund die Augen schloß, wenn man, während er im Finstern dasaß, plötzlich das grelle Licht einer Blendlaterne auf ihn richtete. In seltenen Fällen wendete er dann sogar den Kopf zur Seite. Das war alles. Mit Hilfe des Gesichtssinnes konnte der Hund in den Weg gestellte Hindernisse nicht vermeiden; auch änderte sich der stiere blödsinnige Ausdruck seiner Augen nicht im geringsten, wenn man drohende Gebärden gegen ihn machte oder ihm fremde Tiere so vorhielt, daß sie sich auf seiner Netzhaut abbilden mußten.

Die Intelligenz des Tieres war in einem sehr hohen Grade herabgesetzt. Es war so dumm, daß es noch am letzten Tage seines Daseins genau so wie Monate zuvor tobte, sobald es aus seinem Käfig gehoben wurde, um gefüttert zu werden. Auch fehlte ihm jeder Ausdruck der Freude, und Unlust zeigte es eigentlich nur, wenn man es anfaßte. Wenn es längere Zeit gehungert hatte, gab es einmal von selbst Laute der Ungeduld von sich. Auch wurden seine Bewegungen bei Entbehrung der Nahrung lebhafter. Wenn es satt war, fraß es nicht mehr, sondern legte sich zur Ruhe oder schlief ein.

Das Tier lernte es nie, sich durch Lecken planmäßig zu trocknen, wenn es naß geworden war, so daß es vor Kälte lebhaft zitterte. Auch machte es nie den Versuch dazu, etwa einen Knochen mit den Vorderfüßen festzuhalten.

Um so merkwürdiger ist es dann, daß dieses Tier die Fähigkeit wieder erwarb, von selbst zu fressen und zu saufen. Eine Zeitlang mußte das Futter dem Tiere tief in den Rachen geschoben werden, denn wenn es nur auf den vorderen Teil der Zunge gelegt wurde, so wurde es weder zerkaut noch verschluckt. Schon am 23. Tage nach der letzten Operation brauchte man das Futter nicht mehr so tief in das Maul zu schieben. Es wurde dann auch von der Zunge gefaßt und weiter befördert, wenn es ganz vorn in die Mundhöhle gelegt wurde. Allmählich wurden die Kaubewegungen immer lebhafter, und endlich kam es so weit, daß das Tier imstande war, sowohl eine große Menge Milch freiwillig zu saufen, wenn sein Kopf so gehalten wurde, daß die Schnauze sich in unmittelbarer Nähe der Milch befand, als auch Fleisch zu fressen, wenn die Fleischschüssel ihm vorgehalten wurde, bis die Schnauze das aufgehäufte

Futter berührte. Daß es notwendig war, das Futter mit der Schnauze in Berührung zu bringen, ist selbstverständlich, wenn wir uns daran erinnern, daß die Geruchsempfindungen vollkommen verloren gegangen waren, sowie daß das Sehvermögen des Tieres auf ein Minimum herabgesetzt war.

Ein Versuch, aus welchem hervorgeht, daß das Tier auch mit etwas schwierigeren Aufgaben fertig werden konnte, ist folgender. Es wurde aus zwei langen Brettern eine Art von schmalem Engpaß hergerichtet, der an der Mauer des Zimmers blind endigte. In diesem Engpaß, in welchem der Hund sich nicht umzudrehen vermochte, wurde er hineingelassen. Er schritt ihn bis zu Ende ab und richtete sich vergeblich an der Wand, auf die er stieß, empor. Endlich fing er aber an, rückwärts zu gehen, so daß er nach vollen zwanzig Minuten ohne Unterstützung durch Krebsgang aus dem Engpaß herauskam. Die Länge der Bretter, welche den Paß bildeten, betrug indes nur etwa das Doppelte der Länge des Tieres.

Aus diesen Erfahrungen folgt, daß der großhirnlose Hund imstande ist, alle die fürs Leben notwendigen Verrichtungen auszuführen, wenn das Futter ihm nur dicht vor die Schnauze gebracht wird; daß er noch vermag, seine Lokomotionsbewegungen befriedigend auszuführen; daß diese von dem Muskel- und Tastsinn beeinflußt und geregelt werden; sowie daß auch der Gehör- und Gesichtssinn, obgleich in einem nur sehr geringen Grade, auf die Bewegungen des Tieres einwirken können. Endlich lehren die Erscheinungen beim Hunger und nach Aufnahme von Nahrung, daß die körperlichen Triebe ihren Einfluß entfalten. Bei allen diesen Verrichtungen, sowie auch beim Wechsel des wachen Zustandes und des Schlafes ist also das Großhirn nicht absolut notwendig.

Vor kurzem haben Karplus und Kreidl die Wirkungen der totalen Exstirpation des Großhirns bei einem Affen, Macacus rhesus, untersucht.

Die in einer Séance stattfindende Exstirpation einer Hemisphäre verläuft ohne schwerere Störungen. Manche Tiere sitzen schon wenige Stunden darnach aufrecht im Käfig, fassen gereichte Nahrung und fressen; ja es kommt vor, daß sie schon um diese Zeit in die Höhe klettern. Die Tiere haben natürlich kurz nach der Operation auf der gekreuzten Seite große Störungen der Motilität, Sensibilität und der Sinnesfunktionen; allein ein beträchtlicher Teil dieser Ausfälle geht im Laufe mehrerer Wochen in einer Weise zurück, daß man bei oberflächlicher Beobachtung in Verlegenheit ist zu sagen, welche Hemisphäre herausgenommen wurde. Dabei zeigt indessen eine genaue Untersuchung deutlich das Fortbestehen von Ausfallserscheinungen. So bedienen sich die Tiere auch nach Monaten noch fast ausschließlich der Hand der Operationsseite bei der Nahrungsaufnahme; doch gelingt es andererseits wieder, die Affen auch zur Benutzung der gekreuzten Hand beim Fressen zu veranlassen.

Die Totalexstirpation beider Hemisphären stellt dagegen einen sehr schweren Eingriff dar; nur zwei Tiere konnten eine bis zwei Wochen nach der Operation am Leben erhalten werden. Bei der in der Regel zweizeitig durchgeführten Operation fiel sofort nach der Herausnahme der zweiten Hemisphäre auf, daß die durch die erste Operation paretisch gewordenen Extremitäten nun mehr und ausgiebiger bewegt wurden, als die der Gegenseite. Diese Erscheinung war bei sämtlichen Tieren sehr ausgesprochen und hielt während ihrer weiteren Lebensdauer an.

Die Affen zeigten deutlich einen Wechsel zwischen einem schlafähnlichen und einem wachen Zustand. Im ersteren, in dem sie den größten Teil der Zeit zubrachten, hatten sie die Augen ganz oder fast ganz geschlossen, lagen bewegungslos, reagierten wenig

oder gar nicht auf äußere Reize; im wachen Zustand hatten sie die Augen offen, bewegten sich und reagierten lebhaft auf verschiedene Reize.

Bei manchen großhirnlosen Tieren waren die Bewegungen des Kopfes und der Augen anscheinend ungehindert, die Extremitätenbewegungen aber immer schwer geschädigt. Oft machte der Affe eine und dieselbe Armbewegung mehr als hundertmal nacheinander. Ein Affe drehte sich am Tage nach der Exstirpation der zweiten Hemisphäre aus der Seitenlage auf den Bauch, richtete dann den Oberkörper hoch auf und saß mit gestreckten, auf den Boden gestützten Armen und gerade gehaltenem Kopfe. Auch faßte dieses Tier, im Käfig liegend, schon am ersten Tage mit einer Hand das Gitter, zog sich heran, setzte sich auf, hielt sich mit beiden Vorder- und beiden Hinterextremitäten fest, saß dann einige Minuten aufrecht, bis die Augen sich schlossen und der Kopf nach vorne sank. Dann drohte das Tier umzufallen, hielt sich aber durch eine zweckmäßige Rumpfbewegung noch aufrecht; endlich sank es um und lag dann wieder in schlafähnlichem Zustand.

Auf Licht trat Verengerung der Pupillen, aber sonst, selbst bei starken plötzlichen optischen Reizen, keine Reaktion ein. Starke Schallreize erweckten die Tiere aus ihrem Schlafzustande. Waren die Tiere wach, so trat auf ganz schwaches Rufen, Schnalzen u. dgl. nicht nur reflektorische Bewegung der Ohrmuscheln auf, sondern das Tier bewegte auch den Kopf, blickte umher, machte Extremitätenbewegungen. Ebenso konnten durch taktile Reize nicht nur die gewöhnlichen Reflexe, sondern auch kompliziertere Bewegungen hervorgerufen werden.

Das Verhalten des großhirnlosen Affen stimmt also mit dem des großhirnlosen Hundes wesentlich überein. Ein näherer Vergleich läßt sich noch nicht durchführen, weil jene höchstens nur etwa zwei Wochen am Leben blieben und außerdem bis jetzt nur eine ganz kurze vorläufige Mitteilung über diese Versuche vorliegt.

In der letzten Zeit haben Edinger und B. Fischer über ein $3^3/_4$jähriges Kind berichtet, dessen Hemisphären bis auf die letzten Reste zu dünnwandigen Zysten eingeschmolzen waren (Fig. 179).

Die meisten übrigen Teile des Gehirns waren normal, nur etwas kleiner als die eines etwa zweijährigen Kindes. Auch die Faserung dieser Teile war vom Corpus striatum vorne bis zum Rückenmarke hinten ganz normal. Es fehlten aber sämtliche aus dem Großhirn einstrahlende Züge; vom Stabkranz zum Thalamus war nicht eine Faser da, ja der ganze Thalamus war bis auf das Ganglion habenulae total atrophiert. Es fehlten ferner die Faserzüge zum roten Kern der Haube, zu den Vierhügeln, zum Stratum intermedium pedunculi, sowie die ganze Faserung des Pes pedunculi. Natürlich fehlten auch die Längsbahnen der Brücke, die an den Brückenganglien enden. Die betreffenden Ganglien waren aber erhalten, und so kam es, daß sie ganz normale Brückenarme in die nur wenig verkleinerten Hemisphären des Kleinhirns sandten.

Dieses Kind nahm nach der Geburt die Brust gleich an und saugte anfangs richtig.

In der sechsten Woche hörte es aber auf, an der Brust zu saugen, und nahm aus einem Löffel Eingegossenes. Als im Laufe des vierten Monates die Mutter dabei etwas Saugbewegungen zu sehen glaubte, wurde eine Saugflasche versucht, und aus dieser saugte das Kind nun seine Nahrung weiter. Niemals suchte es aber, die Flasche mit der Hand zu fassen.

Nie gab das Kind irgendein Zeichen von Hunger oder Durst zu erkennen; wollte man es nicht verhungern lassen, mußte man es immer wecken und ihm Milch geben.

In der vierten Woche merkten die Eltern, daß die Beine und die Arme des Kindes starr gestreckt, die Vorderarme etwas eingebeugt, die Fäustchen eingeschlagen waren.

So lag es im ganzen ersten Jahre vollständig ruhig wie in einer Art Schlaf, drehte sich nicht im Bette, lag abends so, wie man es morgens hingelegt hatte. Nur traten gegen Ende dieses Jahres manchmal eigenartige Streckungen auf, bei denen der Hinterkopf und die Beine allein das Bett berührten, der Rücken im Bogen über dieses gehoben war.

Vom zweiten Jahre an bis zum Lebensende schrie das Kind tage- und nächtelang laut. Dieses Schreien konnte durch Reiben des Kopfes wie auch dadurch, daß die Mutter das Kind an sich preßte, aufgehoben werden.

Figur 179. Mensch ohne Großhirn; Ansicht des Gehirns von unten, nach Edinger und Fischer. $^2/_3$.

In bezug auf die Sinnestätigkeit dieses Kindes wird bemerkt, daß es, selbst wenn es von Kot oder Harn beschmutzt lag, keine Zeichen von Unbehagen gab. — Es saugte nur dann, wenn Milch in der Flasche war, und mußte daher gewisse Geschmacksempfindungen gehabt haben. Dagegen wurde von einer Hautempfindung nur die soeben erwähnte Wirkung des Kopfreibens auf die Beruhigung des Kindes wahrgenommen; bei starkem Kneifen der Fingerbeeren reagierte das Kind gar nicht. — Wenn etwas mit lautem Geräusch hinfiel, wurde wiederholt ein Zusammenschrecken beobachtet, aber sonst niemals etwas wahrgenommen, was auf Hören hinwies. — Die Augen waren immer nach oben gerichtet, wenn sie überhaupt offen waren. Alle Versuche mit einem bewegten Licht zu ermitteln, ob das Kind sehe, ergaben nur negative Resultate. Das Kind schien daher blind; nur schloß es die Augen, wenn es stark belichtet wurde.

Irgendeine seelische Reaktion konnte beim Kinde nicht nachgewiesen werden, auch war es nicht möglich, dasselbe etwas zu lehren.

Bei diesem Menschen ohne Großhirn waren also sämtliche Verrichtungen, welche zur Erhaltung des Lebens in erster Linie notwendig sind, beibehalten; die Sinnesempfindungen waren dagegen in äußerstem Grade beschränkt, und die Bewegungen der Skelettmuskeln bestanden nur in den oben erwähnten krampfhaften Stellungen der Extremitäten und des Rückens. Von einer bewußten Tätigkeit wie von einem Seelenleben fanden sich keine Spuren..

Die hier zusammengestellten Beobachtungen über die Störungen, welche nach Ausschaltung des Großhirns bei verschiedenen Wirbeltieren erscheinen, ergeben also, daß diese bei den niedrigsten Wirbeltieren nur sehr gering oder unmerkbar sind, um immer größer und deutlicher zu werden, je höher wir in die Reihe der Wirbeltiere hinaufsteigen, um beim Menschen sogar im Verhältnis zum Hunde und Affen ihr Maximum zu erreichen. Aber auch bei dem höchststehenden Wirbeltier, beim Menschen, genügen die noch zurückgebliebenen Teile des zentralen Nervensystems, um sämtliche für das Leben notwendigen Prozesse, mit alleiniger Ausnahme der Aufnahme der Nahrung, zu unterhalten. Daraus folgt, daß die betreffenden Teile bei allen Wirbeltieren im großen und ganzen dieselben Verrichtungen und die gleiche Leistungsfähigkeit besitzen, sowie daß die Störungen sich wesentlich auf diejenigen Verrichtungen des Nervensystems beziehen, die mit den Leistungen des „Bewußtseins“ im nächsten Zusammenhang stehen. Für diese Verrichtungen spielt das Großhirn die maßgebende Rolle und kann durch die niederen nervösen Zentren nicht ersetzt werden. Je mehr bedeutend der Einfluß des Großhirns in dieser Beziehung geworden ist, um so größer werden auch die nach seiner Ausschaltung erscheinenden Störungen des Bewußtseins.

Über das „Seelenleben“ bei entgroßhirnten Tieren lassen sich selbstverständlich keine einwandfreien Sätze aufstellen, und ich habe keine Veranlassung, die in dieser Hinsicht aufgestellten Hypothesen hier zu besprechen.

VIERUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Die Physiologie des Großhirns.

Daß das Gehirn oder ein Teil desselben das materielle Substrat der psychischen Tätigkeit darstellt, hat man lange angenommen. Als Organ der Seele faßte Descartes die Zirbeldrüse (Glandula pinealis) auf, Willis verlegte die Perzeption in die Streifenhügel, die Imagination in den Balken, das Gedächtnis in die Hirnwindungen, und Cabanis erklärte, daß das Gehirn die Gedanken in derselben Weise absondert als die Leber die Galle.

Es war indes erst Gall, der besser als alle früheren Autoren die Bedeutung des Gehirns als Substrat der Seelentätigkeit einsah und es unternahm, diese Lehre wirklich zu beweisen. Wie Flourens, der entschiedenste Gegner Galls, ausdrücklich bemerkt, existierte diese Lehre vor Gall in der Wissenschaft, nach Gall herrscht sie dort. Jeden Sinn für sich untersuchend, schließt Gall alle, den einen nach dem anderen, von jeder unmittelbaren Teilnahme an den Verrichtungen der Intelligenz aus. Weit davon, sich in direkter Proportion zur Intelligenz zu entwickeln, entwickeln sich die meisten Sinne geradezu in umgekehrter Proportion. Der Geschmack und der Geruch sind bei den Säugetieren schärfere Sinne als beim Menschen, das Gesicht und das Gehör sind bei den Vögeln feiner ausgebildet als bei den Säugetieren; nur das Gehirn wird überall in direkter Proportion zur Intelligenz entwickelt. Verlust eines Sinnes hebt nicht die Intelligenz auf; diese bleibt nach Verlust des Gesichts- und des Gehörsinnes bestehen und würde alle Sinne überleben.

Das Gehirn ist also das einzige Organ der Seele. Es besteht indes aus mehreren verschiedenen Teilen, und wir fragen uns, ob alle diese Teile für die Seelentätigkeit eine und dieselbe Bedeutung haben. Gall und seine Schüler hatten diese Auffassung; nunmehr können wir, wie schon aus den Ausführungen im vorigen Kapitel hervorgeht, und wie wir in diesem Kapitel näher beweisen werden, mit großer Bestimmtheit sagen, daß eigentlich nur die Großhirnhemisphären das materielle Substrat der Seelentätigkeit darstellen und daß die übrigen Teile des Gehirns dabei wahrscheinlich keine direkte Bedeutung haben. Ihre Aufgabe ist, wie schon im vorigen Kapitel bemerkt wurde, vielmehr wesentlich die, unabhängig von unserem Bewußtsein und Willen, eine Menge der rein körperlichen Verrichtungen zu regulieren, welche für die Erhaltung des Körpers von durchgreifender Bedeutung sind, sowie die Großhirnhemisphären mit den übrigen Teilen des Nervensystems zu verbinden.

Gall begnügte sich indes nicht damit, die Bedeutung des Gehirns als Organ der Seelentätigkeit nachgewiesen zu haben, sondern nahm sich noch vor, ein detailliertes psychologisches System zu gründen, welches er mit seinen Vorstellungen über die Verrichtungen des Gehirns in nächsten Zusammenhang zu bringen suchte.

Galls Psychologie teilt die Intelligenz in eine Anzahl verschiedener, für sich bestehender und voneinander unabhängiger Fakultäten ein, unter welchen jede ihr eigenes Auffassungsvermögen, Gedächtnis, Urteil, Einbildungskraft usw. hat.

Vom psychologischen Gesichtspunkt aus können entscheidende Einwendungen gegen diese Auffassung der geistigen Persönlichkeit des Menschen als der Summe gewisser, willkürlich gewählter und voneinander unabhängiger Fakultäten gemacht werden. Mit großer Schärfe hob Flourens die Einheit des Ichs gegen Galls Zerlegung desselben hervor. Galls Fakultäten waren außerdem untereinander nicht koordiniert,

sondern von allen möglichen und unmöglichen Arten, indem sie teils rein metaphysisch waren, teils sich auf die Leidenschaften bezogen, teils endlich mit den Sinnesempfindungen in einem direkten Zusammenhang standen.

Ohne Zweifel würde die Gallsche Psychologie keine weitere Beachtung gefunden haben, wenn GALL nicht den kühnen Versuch gemacht hätte, die Organe seiner verschiedenen Fakultäten nach verschiedenen Teilen des Gehirns zu verlegen.

GALLS Ausgangspunkt war eine Beobachtung, die er schon als Schüler gemacht hatte: er glaubte nämlich gefunden zu haben, daß diejenigen unter seinen Schulgenossen, welche ein gutes Wortgedächtnis besaßen, stark hervortretende Augen hatten. Das Organ dieser Fakultät wurde daher nach dem Gehirn oberhalb und hinter die Augenhöhlen plaziert. GALL stellte sich nämlich vor, daß die Organe der verschiedenen Fakultäten nur an der Oberfläche des Gehirns lägen, sowie daß der Schädel da, wo ein gewisses Organ besonders stark entwickelt wäre, eine Ausbuchtung hätte.

Durch Beobachtung der am meisten charakteristischen Eigenschaften in der Begabung und im Charakter verschiedener Individuen und durch die Untersuchung ihrer Schädel könnte man also den Ort der einzelnen Organe bestimmen. Dann wäre nichts einfacher, als durch Untersuchung des Schädels eines beliebigen Individuums seinen Charakter und die Art seiner Begabung festzustellen. Welch eine weite und im höchsten Grade interessante Perspektive eröffnete nicht diese einfache und in des Wortes vollster Meinung handgreifliche Lehre! Von welchem außerordentlichen Nutzen würde nicht die Phrenologie, wie die neue Wissenschaft von ihren Jüngern genannt wurde, bei der Erziehung und der Wahl der Lebensbahn sein!

GALL war unzweifelhaft ein guter Beobachter und seine methodischen Grundsätze in vielen Stücken nicht übel. Dies hielt ihn indessen nicht davon ab, jede Kritik und Besonnenheit zu vergessen, wenn es galt, die Lage seiner Organe empirisch nachzuweisen. Sowohl GALLS eigene Schriften als auch diejenigen seiner Nachfolger geben davon die tollsten Beispiele — was doch nicht verhinderte, daß seine Lehren lange und sogar in unserer Zeit von gewissen Kreisen mit großer Zuversicht umfaßt worden sind.

Innerhalb der Wissenschaft spielte die Phrenologie bald ihre Rolle aus, und nachdem FLOURENS seine Untersuchungen über die Verrichtungen des Gehirns veröffentlicht hatte (1822), gehörte sie nur zu den Kuriositäten der wissenschaftlichen Rumpelkammer.

FLOURENS' Arbeiten ergaben, daß unter den verschiedenen Teilen des Gehirns allein die Großhirnhemisphären für die Intelligenz eine direkte Bedeutung besitzen. Betreffend diese, stellte FLOURENS folgende Sätze auf, die ich mit seinen eigenen Worten anführe: 1. Man kann von vorne, von hinten, von oben und von der Seite einen ziemlich großen Teil der Großhirnhemisphären wegschneiden, ohne daß die Intelligenz verloren geht. Im Gegenteil genügt eine ziemlich beschränkte Masse des Gehirns zur vollen Ausübung der Intelligenz. 2. Je mehr man vom Gehirn ausschaltet, um so mehr wird die Intelligenz geschwächt, und ihre Verrichtungen werden gradweise herabgesetzt. Nach Überschreitung gewisser Grenzen erlischt die Intelligenz vollständig. Die verschiedenen Teile des Großhirns wirken also alle bei der vollständigen Entfaltung der Verrichtungen der Intelligenz zusammen. 3. Wenn eine Verrichtung verloren gegangen ist, sind alle dahin; wenn eine Fakultät verschwindet, verschwinden alle. Es gibt keine verschiedenen Organe für die verschiedenen Fakultäten oder Sensationen. Das Vermögen, eine Sache wahrzunehmen, zu beurteilen und zu wollen, hat seinen Sitz in demselben Punkt als das Vermögen, eine andere Sache wahrzunehmen, zu berurteilen und zu wollen. Dieses Vermögen, welches seinem innersten Wesen nach ein und unteilbar ist, hat seinen Sitz in einem einzigen Organ.

Die in diesen Sätzen ausgedrückte Auffassung wurde, teils wegen der Reaktion gegen die Phrenologie, teils wegen der bedeutenden Untersuchungen von FLOURENS über die Physiologie des zentralen Nervensystems, während mehrerer Jahrzehnte allgemein

als das letzte Wort der Wissenschaft in bezug auf das Gehirn in seinem Verhältnis zur Intelligenz betrachtet.

Es fand sich jedoch eine Spur von Wahrheit in der Phrenologie. Nicht so, als ob ihre Plazierung der verschiedenen Geisteseigenschaften in bestimmten Gehirnteilen richtig wäre, oder so, als ob ihr Postulat, daß die Bildung des Schädels, seine Vorwölbungen und Höcker einen Ausdruck für die funktionelle Tüchtigkeit der unterliegenden Gehirnteile darstellen, mit der Wirklichkeit übereinstimmend befunden worden wäre. In dieser Hinsicht ist die Phrenologie hoffentlich ein für allemal beseitigt. Die fortgesetzte Forschung hat aber nachgewiesen, daß die Großhirnhemisphären nicht in allen ihren Teilen eine und dieselbe Aufgabe haben, sie hat gezeigt, daß beim Entstehen und bei der Bearbeitung der verschiedenen Arten von Sinnesempfindungen, wie auch bei der Wirkung des Großhirns auf die Leistungen des Körpers überhaupt verschiedene Felder der Hemisphären tätig sind.

Auch wenn wir hinzufügen, daß wir sogar für die Beteiligung verschiedener Abschnitte des Großhirns bei den geistigen Prozessen gewisse Anhaltspunkte haben, so ist die moderne Lokalisationslehre ihrem eigensten Wesen nach doch etwas ganz anderes als die alte Phrenologie. Dieselbe stellte sich vor, daß sich im Gehirn eine Anzahl verschiedener Organe vorfänden, welche für sehr komplizierte Aufgaben, teilweise metaphysischer Art, bestimmt wären. Die neue Lehre hat sich zunächst darauf beschränkt, die Bedeutung der verschiedenen Großhirnteile für die Verrichtungen des Körpers sowie für die durch die Reizung zentripetaler Nerven hervorgebrachten Empfindungen festzustellen. Sie hat sich allerdings noch einen Schritt weiter gewagt und auch die Geistestätigkeit der physiologischen Forschung näher bringen wollen. Dies hat aber durchaus nicht im Geiste der Phrenologie stattgefunden, denn die betreffenden Forschungen zielen darauf hin, zu untersuchen, wie durch das Zusammenwirken verschiedener Hirnteile die psychischen Leistungen zustande kommen können — also der konträre Gegensatz zu der Gallschen Phrenologie. Endlich ist auch der Ausgangspunkt der Forschung ein himmelweit verschiedener; sie will nicht die Tatsachen aprioristischen und willkürlichen Voraussetzungen gewaltsam anpassen, sondern sucht vorurteilslos durch Beobachtung und Experiment die Tatsachen festzustellen, welche uns zu einer tieferen theoretischen Anschauung von den Leistungen des Großhirns verhelfen können.

Schon im Jahre 1825 suchte Bouillaud nachzuweisen, daß Störungen der beim Sprechen notwendigen koordinierten Bewegungen bei Läsionen der Großhirnhemisphären nur dann aufträten, wenn die vordersten Abschnitte des Gehirns, die Frontallappen beschädigt wären. Etwas später vollte Marc Dax (1836) darlegen, daß das artikulierte Sprechen von einer Stelle der linken Hälfte des Gehirns beherrscht würde. Diese Ausführungen erreichten aber keine Zustimmung, ja sie wurden geradezu als Scheinwissenschaft bezeichnet. Im Jahre 1861 konnte indes Broca, auf einige von ihm beobachtete Krankheitsfälle gestützt, den Satz aufstellen, daß (bei Rechtshändern) die Zerstörung der 3. Frontalwindung auf der linken Hemisphäre das Sprechvermögen aufhebt.

Diese Angaben wurden durch neue Beobachtungen ähnlicher Krankheitsfälle bald von anderen Autoren bestätigt. Schon hierdurch war die funktionelle Verschiedenheit verschiedener Rindenregionen der Flourensschen Lehre gegenüber nachgewiesen. Jedoch zögerte man, dieselbe entschieden zu verlassen, und erst durch anderweitige Untersuchungen gelang es, sie endgültig zu stürzen.

Aus anatomischen Gründen folgerte Meynert, daß der vordere Teil der Großhirnhemisphären zu den Bewegungen, der hintere Teil zu den Sinnesempfindungen in näherer Beziehung steht. Endlich kam (1870) eine Arbeit von Fritsch und Hitzig, durch welche ein für allemal festgestellt wurde, daß verschiedene Teile der Großhirnhemisphären in der Tat verschiedene Verrichtungen haben.

Unter den vielen anderen, das Gehirn betreffenden Glaubensartikeln fand sich seit lange auch die Angabe, daß die Großhirnrinde durch die Elektrizität nicht reizbar sei,

d. h. daß bei elektrischer Reizung der Großhirnrinde keine sichtbare Wirkung erhalten werden könnte. Fritsch und Hitzig zeigten nun, daß diese Auffassung ganz falsch war, und wiesen nach, daß man durch elektrische Reizung von der Großhirnrinde aus Muskelbewegungen erzielen kann, aber nur dann, wenn der Strom gewissen bestimmten Abschnitten der Großhirnrinde zugeführt wurde. Die also ausgelösten Bewegungen traten in verschiedenen Muskelgruppen — im Gesicht, in dem Vorder- oder in dem Hinterbein — auf, je nachdem innerhalb des betreffenden Abschnittes verschiedene Stellen gereizt wurden. Von anderen Stellen der Rinde aus rufen die elektrischen Ströme dagegen keine sichtbare Wirkung hervor.

Diese Untersuchungen erregten ein sehr lebhaftes Interesse und veranlaßten zahlreiche neue Arbeiten vielerlei Art, welche die Lehre von der verschiedenen physiologischen Aufgabe der verschiedenen Rindenfelder, die Lokalisationslehre, nur noch fester begründeten und zu gleicher Zeit unsere Kenntnisse von den Verrichtungen des Großhirns in der mannigfachsten Weise erweiterten und vertieften.

Wir werden in diesem Kapitel zuerst die Großhirnganglien, dann die motorischen und sensorischen Rindenfelder und zuletzt die psycho-physischen Leistungen des Großhirns studieren.

Erster Abschnitt.

Die Großhirnganglien.

Über die Bedeutung der in Nucleus caudatus, N. lentiformis, Claustrum und Amygdala enthaltenen grauen Massen können wir nicht viel sagen. Die Anatomie hat erwiesen, daß aus dem Putamen des Linsenkerns sowie aus dem Nucleus caudatus Fasern entspringen, welche diese teils mit dem Thalamus, teils mit den Vierhügeln und der Substantia nigra verbinden. Nach Flechsig besitzt der Linsenkern zweifellos reiche Verbindungen mit dem N. vestibularis.

Den physiologischen Versuchen betreffend die Bedeutung dieser Ganglien stellen sie dadurch überaus große Schwierigkeiten entgegen, daß sie mit der inneren Kapsel, durch welche die nach der Großhirnrinde zielenden und von ihr ausgehenden Nervenbahnen verlaufen, innig verbunden sind. Eine Reizung oder eine Exstirpation der grauen Massen übt daher gar zu leicht auf die Fasern der inneren Kapsel einen Einfluß aus, welcher die Ergebnisse des Versuches sehr unsicher macht. Dasselbe gilt natürlich auch von der Mehrzahl der Krankheitsfälle beim Menschen, denn nur äußerst selten wird sich die krankhafte Zerstörung allein auf die grauen Massen beschränken und die innere Kapsel ganz unversehrt lassen.

Es wird von einigen Autoren angegeben, daß bei künstlicher Reizung dieser Gehirnteile Bewegungen ausgelöst werden können, was von anderen aber verneint wird. Ferner hat man auch verschiedene Lähmungserscheinungen nach Beschädigung dieser Teile beschrieben. Es ist indes möglich, daß diese Lähmung von einer Läsion oder Funktionsstörung der inneren Kapsel bedingt sein könnte, denn beim Menschen hat man Fälle beschrieben, wo entweder der Linsenkern oder der Schweifkern oder alle beide, ja sogar beide Linsenkerne durch krankhafte Prozesse zerstört waren, ohne daß im Leben andere bleibende motorische oder sensible Störungen als vielleicht eine gewisse Schwäche der gekreuzten Extremitäten beobachtet wurden. Wir müssen also zugeben, daß die wirkliche Bedeutung der Großhirnganglien uns zurzeit noch ganz unbekannt ist.

Über die bei Reizung des Streifenhügels erscheinende Temperaturerhöhung vgl. I, S. 580.

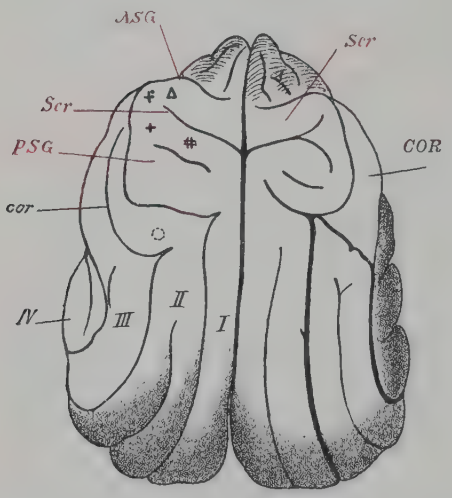
Zweiter Abschnitt.

Die motorischen und sensorischen Rindenfelder.

§ 1. Die motorischen Rindenfelder.

a. Allgemeine Übersicht.

Die Ergebnisse von Fritsch und Hitzig sind näher dargestellt folgende. Wenn der hintere Teil der Großhirnrinde mit schwachen elektrischen Strömen gereizt wird, so zeigen sich keine Bewegungen. Wird dagegen der vordere Teil des Großhirns der Reizung ausgesetzt, so erscheinen Bewegungen in der gekreuzten Körperhälfte. Ist die Reizung sehr schwach, so beschränkt sich die Wirkung auf bestimmte, scharf abgegrenzte Muskelgruppen. Bei stärkerer Reizung erscheinen auch Bewegungen in anderen Muskelgruppen (vgl. Fig. 180).



Figur 180. Oberfläche des Hundegehirns mit den erregbaren Punkten, nach Fritsch und Hitzig. △ Nackenmuskeln. ┼ Extensoren und Adduktoren des Vorderbeins. + Beugung und Rotation des Vorderbeins. # Hinterbein. ○ Facialis. *Scr*, Sulcus cruciatus. *ASG*, Gyrus sigmoideus ant. *PSG*, G. sigmoideus post. *COR*, G. coronarius. *cor*, Fiss. coronaria. *I, II, III, IV*, erste bis vierte äußere Windung.

Wenn die betreffenden Stellen der Rinde tetanisiert wurden, so trat in den entsprechenden Muskeln Krampf auf. Dauerte die Reizung einige Sekunden, so blieb der Krampf noch nach Ende der Reizung bestehen und konnte sich auf sämtliche Muskeln des Körpers erstrecken (Rindenepilepsie, vgl. unten S. 418).

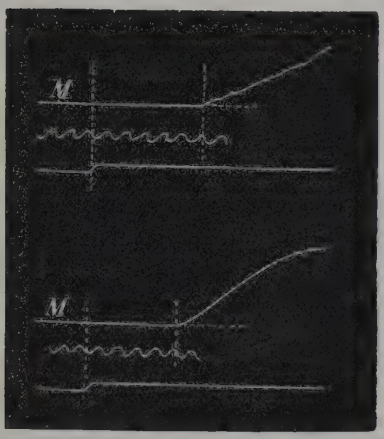
Die erste Frage, die sich angesichts dieser Beobachtungen aufstellte, war die, welche Teile des Gehirns durch den Strom primär erregt wurden, die Rinde, die unterliegende weiße Substanz oder die tieferen Hirnteile?

Die Antwort lautet zurzeit einstimmig, daß die Rinde den Angriffspunkt des Stromes darstellt. Unter den experimentellen Beweisen für diesen Satz sind folgende die wichtigsten.

Daß der Strom nicht die tieferen Teile des Gehirns primär reizt, läßt sich leicht nachweisen. Wenn dies nämlich der Fall wäre, so müßten ja Muskelbewegungen auch bei Zufuhr des Stromes zu anderen Rindenregionen erscheinen, was indes nicht der Fall ist.

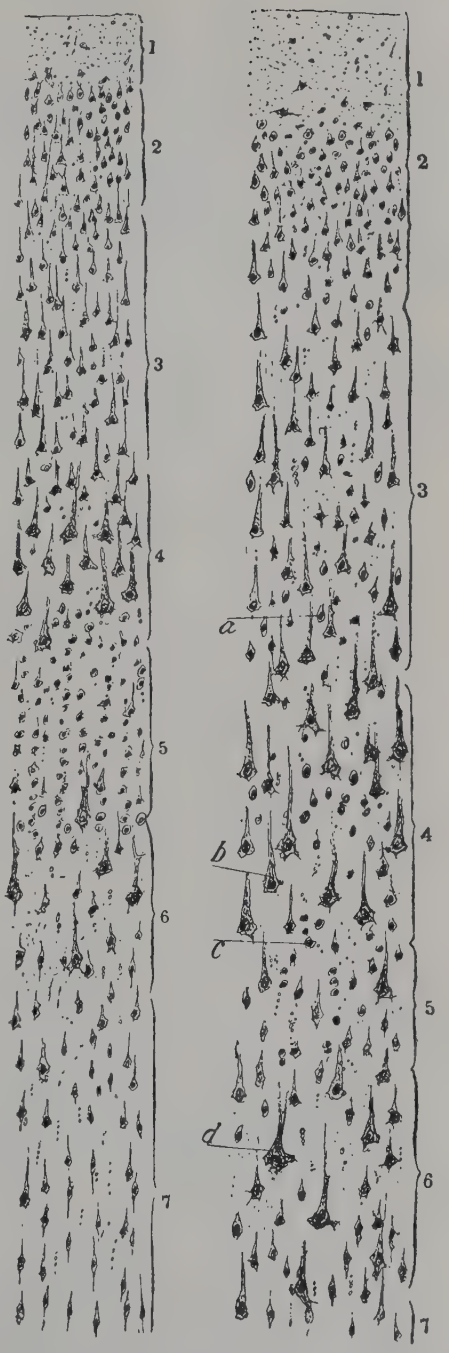
Die Frage beschränkt sich also darauf, ob die Rinde oder die unterhalb derselben liegende weiße Substanz primär gereizt wird.

Gegen die letztere Möglichkeit spricht jedoch folgendes. Um durch Elektrizität das Centrum semiovale zu erregen, braucht man einen stärkeren Strom als bei Reizung der Rinde. Dagegen hört die Muskelkontraktion bei anhaltender Reizung der Rinde entschieden früher auf als bei Reizung des Centrum semiovale (Levy). — Bei Vergiftung mit Chloral (Franck und Pitres) ist die Rinde unerregbar, vom Centrum semiovale aus bekommt man fortfahrend Bewegungen. Ebenso wird die Rinde bis zu einer Tiefe von 2—3 mm unerregbar, wenn sie mit Kokaïn bepinselt wird (Carvalho).



Figur 181. Latenzdauer der Muskelzuckung bei Reizung der Rinde (oben) und der weißen Substanz (unten), nach Franck. Die mittlere Linie bezeichnet $^1/_{100}$ Sekunde. Der Augenblick der Reizung ist durch die erste vertikale Linie links erkenntlich. Von links nach rechts zu lesen.

Wenn man einmal die Rinde, ein anderes Mal das Centrum semiovale reizt und die dadurch ausgelösten Muskelzuckungen registriert, so findet man, daß die Latenzdauer im ersten Falle beträchtlich länger als im zweiten ist, z. B. Rinde 0.065, Centrum semiovale 0.045 Sekunde (Franck). Die Differenz 0.020 Sekunde ist ohne Zweifel dadurch bedingt, daß die Ganglienzellen den Verlauf der Erregung verzögern (Fig. 181). Im Zusammenhange damit steht, daß die Kontraktionskurve bei Rindenreizung langsamer ansteigt und nicht so regelmäßig ist als bei Reizung des Centrum semiovale, sowie daß die



Figur 182. Bau der die Fissura Rolandi begrenzenden Windungen bei einer 25jährigen Frau, nach Cajal. Rechts: die vordere Zentralwindung, links: die hintere Zentralwindung. *1*, plexiforme Schicht; *2*, kleine Pyramiden; *3*, mittelgroße Pyramiden; *4*, große oberflächliche Pyramiden; *5*, kleine Sternzellen; *6*, große tiefe Pyramiden; *7*, Schicht der spindelförmigen und dreieckigen Zellen.

Rindenreizung von einem klonischen Krampf[1]) begleitet wird, was bei Reizung des Centrum semiovale nicht stattfindet.

Es wäre also sogar möglich, daß die großen Pyramidenzellen der Hirnrinde (vgl. Fig. 182, rechts *4*, *6*) vom Reize direkt getroffen werden, obgleich es sich nicht ausschließen läßt, daß der Reiz andere nervöse Gebiete, z. B. die Endverästelungen zentripetaler Nervenfasern primär erregt.

Wenn kleine mit einprozentiger Strychninlösung befeuchtete Filtrierpapierstückchen auf die Hirnoberfläche angelegt werden, rufen sie von den soeben erwähnten Feldern aus Kontraktionen hervor, während sie, an andere Bezirke der Großhirnrinde angelegt, keine sichtbare Wirkung ausüben (Baglioni und Amantea).

Wir können also sagen, daß unter den verschiedenen Regionen der Großhirnrinde gewisse bestimmte in einem näheren Verhältnis als alle übrigen zu den Bewegungen des Körpers stehen. Man bezeichnet diese Regionen als die motorischen Rindenfelder der Großhirnrinde.

b. Die Reizung der motorischen Rindenfelder bei verschiedenen Säugetieren.

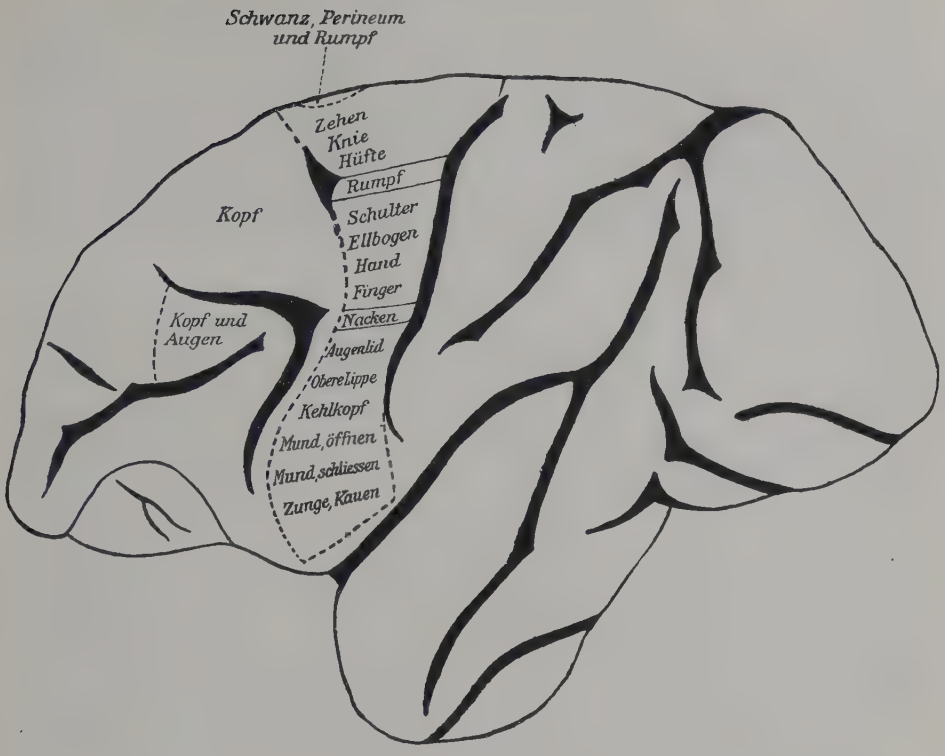
Es würde uns zu weit führen, wenn wir die an verschiedenen Säugetieren bei Reizungsversuchen gewonnenen Ergebnisse hier im Detail darlegen wollten. Aus diesen geht indes ein Resultat von großer Bedeutung hervor: je höher in der Reihe der Säugetiere das Tier steht, um so größer ist die Mannigfaltigkeit der Bewegungen, welche durch scharf lokalisierte Reizung der Großhirnrinde erzielt werden können, und um so schärfer wird auch die Lokalisation, indem immer zahlreichere isolierte Bewegungen erhalten werden und sich die erregbaren Punkte immer bestimmter voneinander abgrenzen.

Da die an den Affen gewonnenen Ergebnisse wegen der nahen Übereinstimmung im Bau des Affen- und Menschengehirns für die menschliche Physiologie eine ganz direkte Bedeutung haben, werde ich die hierhergehörigen Versuche, welche wir vor allem Beevor, Horsley, Schäfer und Sherrington verdanken, etwas näher darstellen.

Die Anordnung der Windungen und Furchen des Affengehirns entspricht genau derjenigen des Menschengehirns, oder richtiger, kann als ein vereinfachtes Schema derselben dienen. Ich brauche daher diese hier nicht näher zu beschreiben, sondern kann mich damit begnügen, auf die Figuren 183 und 184 hinzuweisen.

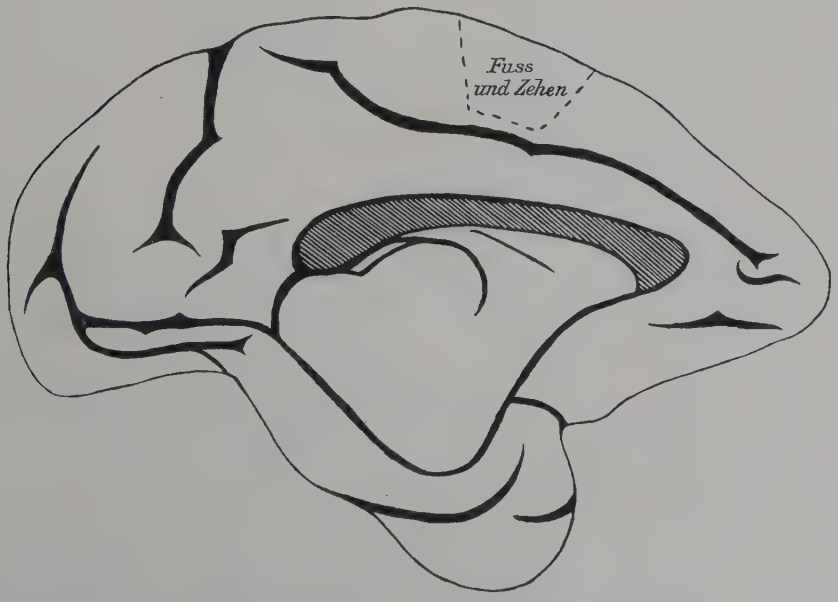
Das motorische Rindenfeld des Affengehirns erstreckt sich sowohl auf die konvexe als auch auf die mediale Fläche der Hemisphäre. Es besteht an der konvexen Seite aus der vorderen Zentralwindung sowie dem dieser angrenzenden Teil der zwei oberen Stirnwindungen; auf der medialen Seite gehört zu diesem Felde ein Teil des Gyrus marginalis.

[1]) Als klonischen Krampf bezeichnet man einen Krampf, bei welchem die Kontraktion des Muskels hinsichtlich ihrer Stärke unaufhörlich wechselt (vgl. Fig. 190).



Figur 183. Das Gehirn des Macacus sinicus, von links; nach Jolly und Simpson.

Bis vor kurzem stellte man sich ziemlich allgemein vor, daß bei den niederen Affen nicht allein die vordere, sondern auch die hintere Zentralwindung motorische



Figur 184. Das Gehirn des Macacus sinicus, mediale Fläche; nach Jolly und Simpson.

Rindenfelder enthielt, sowie daß der Gyrus marginalis in weit größerer Ausdehnung, als jetzt anerkannt wird, an der motorischen Zone teilnahm. Für die hier vertretene Auffassung spricht der Umstand, daß, bei möglichst sorgfältiger Vermeidung von Stromschleifen und bei Reizung mit möglichst schwachen Strömen, nur von den oben angegebenen Stellen aus Bewegungen der Skelettmuskeln erzielt werden können, sowie auch die Erfahrungen von Lewandowsky und Simons, daß man selbst durch starke Reizung der hinteren Zentralwindung keine Muskelkontraktionen erhält, wenn die vordere Zentralwindung einige Wochen früher exstirpiert wurde und die Pyramidenbahnen also degeneriert waren.

Innerhalb des so abgegrenzten motorischen Feldes können wir Unterabteilungen für die großen Hauptabteilungen der Körpermuskulatur unterscheiden, und zwar bezieht sich der untere Teil der vorderen Zentralwindung auf die Muskulatur des Gesichts, der Zunge und des Larynx; dann folgt ein Feld für die Nackenmuskulatur, weiter nach oben das Feld für die vordere Extremität, und, von letzterem durch ein Feld für den Rumpf getrennt, im obersten Teil der Zentralwindung das Feld für die hintere Extremität. Ganz am Rande der Hemisphäre findet sich ein kleines Feld, dessen Reizung Bewegungen des Schwanzes und des Dammes sowie, mit diesen assoziiert, Bewegungen des Rumpfes hervorruft. Der vor der vorderen Zentralwindung liegende Abschnitt des motorischen Feldes ist den Bewegungen des Kopfes und der Augen zugeordnet (Jolly und Simpson).

Nach Bechterew werden von diesem Teil der Rinde außerdem Kontraktionen der Stirnmuskulatur, Lidschluß und Bewegungen der Ohrmuscheln erhalten.

Auf der medialen Fläche der Hemisphäre finden wir in dem Gyrus marginalis ein Feld für die Bewegungen der hinteren Extremität, hauptsächlich für die Pfote und die Zehen.

Nach H. Munk würde das Rindenfeld für die Muskulatur des Rumpfes im Stirnlappen liegen, was aber von mehreren anderen Autoren entschieden bestritten wird.

Bei näherer Untersuchung des Gegenstandes finden wir, daß innerhalb jedes der betreffenden Rindenfelder für die Hauptabteilungen der Muskulatur noch eine Spezialisierung nachgewiesen werden kann, wie dies in der Figur 183 ganz schematisch dargestellt ist.

Noch ist zu bemerken, daß die verschiedenen Rindenfelder nicht voneinander scharf abgegrenzt sind; im Gegenteil geht jedes Feld allmählich auf das angrenzende über. Dies gilt sowohl für die Felder der großen Hauptabteilungen des Körpers als auch und zwar in einem noch höheren Grade für die der einzelnen Muskelgruppen.

Die durch elektrische Reizung der Rinde erhaltenen Bewegungen sind in vielerlei Hinsicht den willkürlichen Muskelbewegungen ähnlich. Sie stellen sich in der Regel als eine Tätigkeit mehrerer Muskelgruppen dar, und nur selten zieht sich eine einzelne Muskelgruppe, nie ein einzelner Muskel zusammen.

Bei Reizung der Großhirnrinde am Affen beobachtete Sherrington, daß gleichzeitig mit der Kontraktion gewisser Augenmuskeln der Tonus ihrer Antagonisten gehemmt wurde (vgl. II, S. 333). Diese Erscheinung steht

keineswegs isoliert da, denn nach weiteren Erfahrungen von Hering jun. und Sherrington scheint es als allgemeine Regel zu gelten, daß bei der Reizung einer bestimmten Rindenstelle die Kontraktion des entsprechenden Muskels von einer Erschlaffung seines Antagonisten begleitet wird. So findet man z. B. Erschlaffung des Biceps und Kontraktion der Strecker des Ellbogens bei Reizung der Rindenstelle für die Ellbogenstreckung, oder Erschlaffung der Fingerbeuger mit Kontraktion der Fingerstrecker bei Reizung der Rindenstelle für die Fingerstreckung usw. Die genannten Autoren bemerken, daß sie (am Affen) niemals eine gleichzeitige Kontraktion wahrer Antagonisten, z. B. der Ellbogenbeuger und -strecker beobachteten. Die von anderen Autoren beschriebene synchrone Zusammenziehung antagonistischer Muskeln wäre unter anderem dadurch bedingt, daß sich die Reizung auf einander nahe liegende Rindenstellen für entgegengesetzte Bewegungen verbreitet hätte.

Bei Reizung eines gewissen Punktes der Rinde breitet sich die dadurch ausgelöste Bewegung von der primär gereizten Muskelgruppe auf mehr oder weniger zahlreiche Muskelgruppen derselben Extremität aus. Wenn z. B. durch die Rindenreizung die Schultermuskeln erregt werden, so wird ihre Kontraktion von Bewegungen in allen Muskeln der vorderen Extremität, auch denen der Finger begleitet. Beginnt die Bewegung in den Muskeln des Daumens, so breitet sie sich weiter nach oben, auf die Muskeln der Handwurzel, des Ellbogengelenks und der Schulter aus.

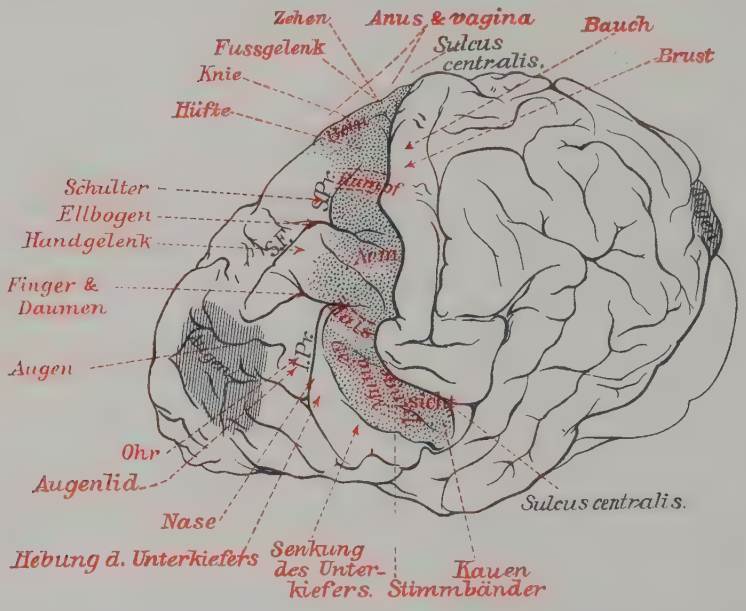
Über die Lage der motorischen Zone und die Repräsentation der verschiedenen Muskeln in derselben bei den anthropoïden Affen besitzen wir Mitteilungen von Beevor und Horsley (Orang-Utang), sowie von Sherrington und Grünbaum (Orang-Utang, Gorilla, Schimpanse), welche ein sehr großes Interesse darbieten, teils weil sie sich auf Tiere beziehen, welche dem Menschen am nächsten stehen, teils und ganz besonders, weil daraus hervorgeht, daß die erregbare Zone von den niederen zu den höheren Affen unverkennbar eine weiter fortschreitende Entwicklung darbietet und uns auf das deutlichste lehrt, wie vorsichtig man sein muß, wenn man die an Tieren gewonnenen Erfahrungen auf den Menschen übertragen will.

Die allgemeine Einteilung der motorischen Zone, wie sie sich aus Versuchen an den niederen Affen herausgestellt hat, gilt im großen und ganzen auch für die anthropoïden Affen; so vor allem die Tatsache, daß sich die motorischen Rindenfelder wesentlich in der vorderen Zentralwindung anhäufen und die hintere frei lassen (vgl. Fig. 185 und 186); nach vorne haben sie keine scharfe Grenze.

Es kommen indessen, wie es scheint, auch verschiedene bemerkenswerte Unterschiede zwischen den niederen und höheren Affen vor. Bei den niederen Affen finden sich zwischen den Rindenfeldern für die verschiedenen Muskelgruppen keine scharfen Grenzen, sondern diese Felder gehen teilweise aufeinander über. Beim Orang-Utang ist das Verhalten ein anderes: hier sind die Rindenfelder für die großen Hauptabteilungen des Körpers durch unerregbare Stellen voneinander getrennt.

Eine derartige Isolierung findet allerdings nicht innerhalb der einzelnen Rindenfelder des Armes, des Beines usw. statt; indes ist auch bei diesen die Lokalisation hier schärfer als bei den niederen Affen. Denn die durch Reizung einer bestimmten Stelle ausgelöste Kontraktion ist in der Regel auf eine bestimmte Muskelgruppe beschränkt und breitet sich nicht, wie bei den niederen Affen, auf alle oder die meisten Muskelgruppen der betreffenden Extremität aus.

Da diese Versuche über die motorischen Rindenfelder bei den anthropoïden Affen für die Frage nach der entsprechenden Lokalisierung beim Menschen eine große Bedeutung besitzen, habe ich in der Figur 186 die Einzelheiten im Versuche von Beevor

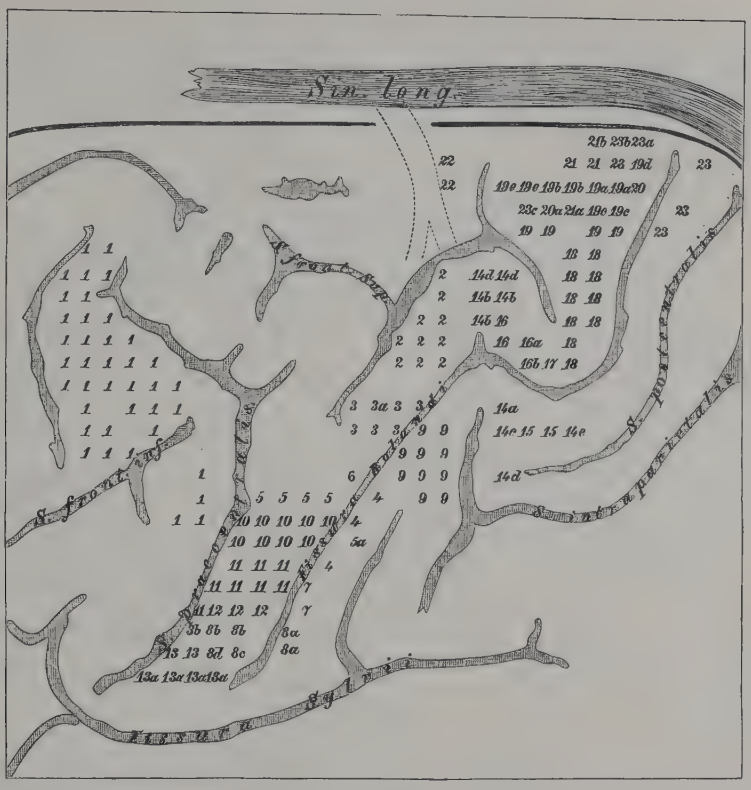


Figur 185. Die motorischen Rindenfelder bei dem Schimpansen, nach Sherrington und Grünbaum. Die Ausdehnung der motorischen Zone ist durch schwarze Punktierung gekennzeichnet. Die roten Pfeile deuten die Richtung an, wo innerhalb des betreffenden Bezirkes das spezielle Feld zu suchen ist.

und Horsley schematisch wiedergegeben. Die Zeichnung stellt die motorische Zone allein dar, und zwar umfaßt sie die in der Umgebung der Fissura Rolandi und Fissura Sylvii liegenden Furchen und Windungen. Nach den neueren Erfahrungen dürften indessen in der hinteren Zentralwindung keine reizbaren Felder sich vorfinden.

So vielfache und so spezialisierte Bewegungen wie die, welche hier erzielt wurden, sind bei entsprechenden Versuchen am Gehirn der niederen Affen (Macacus) nicht erhalten worden.

Beim Menschen hat man zu diagnostischen Zwecken in einigen Fällen die bloßgelegte Großhirnrinde, deren Windungen und Furchen in den Figuren 187 und 188 dargestellt sind, elektrisch gereizt. Hierbei hat man Resultate bekommen, welche mit den soeben besprochenen Ergebnissen an Affen im großen und ganzen übereinstimmen. Das motorische Rindenfeld



Figur 186. Die motorische Zone auf der konvexen Seite des Orang-Utang-Gehirns, nach Beevor und Horsley.

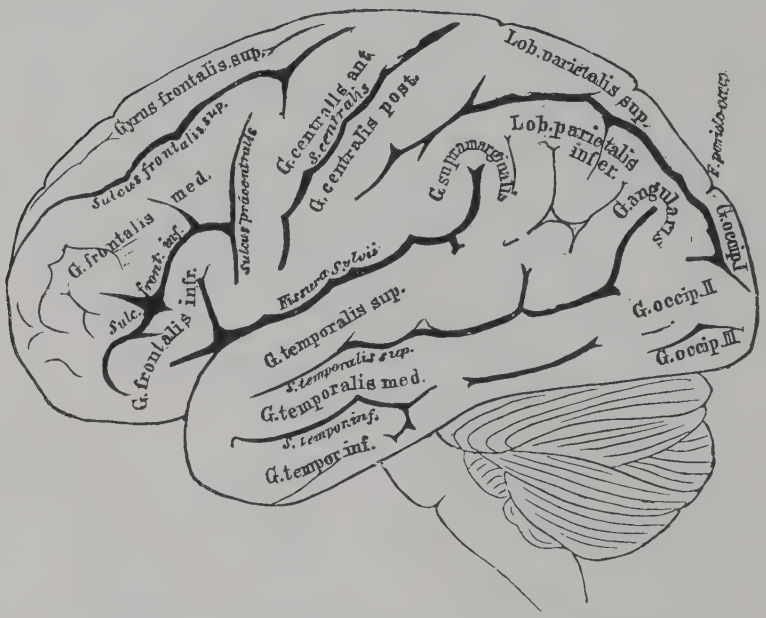
I. Bewegungen der Augen und der Augenlider. *1—3a.* *1.* Beide Augen werden nach der gekreuzten Seite bewegt. *2.* Die Lidspalte wird schnell geöffnet; Augen und Kopf werden nach der gekreuzten Seite bewegt. *3.* Schließung der Augenlider an beiden Augen, stärker auf der gekreuzten Seite. *3a.* Die Bewegung (*3*) von der Bewegung (*4*) begleitet.

II. Bewegungen des Gesichtes und der Zunge (unterer Teil der Zentralwindungen): *4—13a.* *4.* Hebung der Oberlippe auf der gekreuzten Seite. *5.* Rückwärtsziehung des gekreuzten Mundwinkels. *5a.* Die Bewegung (*5*) von der Bewegung (*4*) begleitet. *6.* Eversion der Oberlippe. *7.* Starkes Hervorschieben der Lippen nebst Eversion derselben. *8a.* Öffnen des Mundes von der Bewegung (*7*) begleitet. *8b.* Öffnen des Mundes nach Einwärtsrollen der Lippen; außerdem Zurückziehen der Zunge, die nach hinten gehoben wird und sich nach der gekreuzten Seite dreht. *8c.* Öffnen des Mundes wie bei (*8b*) nebst leichtem Zurückziehen der Zunge, die sich abplattet, wobei zu gleicher Zeit die Zungenspitze an der gekreuzten Seite von den Zähnen retrahiert wird. *8d.* Die Bewegung (*8c*), aber ohne Einwärtsrollen der Lippen. *9.* Kontraktion des oberen Teiles des gekreuzten M. orbicularis orbis. *10.* Ausstrecken der Zunge mit Abplattung der Zungenwurzel und Drehen der Zungenspitze nach der gekreuzten Seite, immer von Rückwärtsziehen des gekreuzten Mundwinkels begleitet. *11.* Ausstrecken der Zunge mit Erhebung ihres Randes auf der gleichen Seite, während die Spitze nach der gekreuzten gedreht wird, von der Bewegung (*5*) begleitet. *12.* Reine Rotation der Zunge nach der gekreuzten Seite, immer von Einwärtsrotation der Lippen begleitet. *13.* Leichte Retraktion der abgeplatteten Zunge nebst Einziehen der Zungenspitze auf der gekreuzten Seite (vgl. *8c*); außerdem Schließen und leichtes Hervorschieben der Lippen. *13a.* Die Bewegung (*13*) mit der Bewegung (*7*) kombiniert.

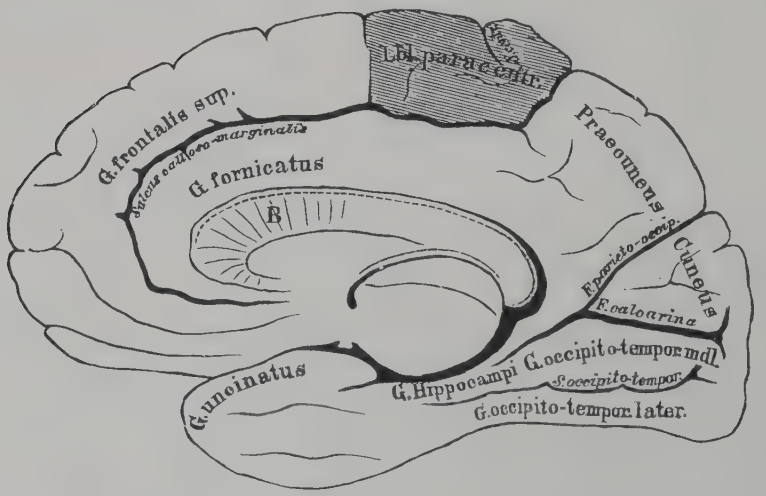
III. Bewegungen der oberen Extremität (mittlerer Teil der Zentralwindungen): *14a—18.* *14a.* Daumen, Beugung. *14b.* Do., Adduktion und Beugung. *14c.* Do., reine Adduktion. *14d.* Do., Streckung. *14e.* Do., Adduktion von Streckung des Zeigefingers begleitet. *15.* Streckung des Zeigefingers. *16.* Streckung sämtlicher Finger der Reihe nach, vom Kleinfinger anfangend. *16a.* Die Bewegung (*16*) + Pronation der Hand. *16b.* Die Bewegung (*16*) + Adduktion im Handgelenk. *17.* Beugung im Ellbogengelenk. *18.* Adduktion im Schultergelenk.

IV. Bewegungen der unteren Extremität (oberer Teil der Zentralwindungen): *19—23c.* *19.* Isolierte Streckung im Hüftgelenk. *19a.* Die Bewegung (*19*), von Streckung im Kniegelenk und Plantarflexion im Fußgelenk begleitet. *19b.* Die Bewegungen (*19a*), von Streckung sämtlicher Zehen begleitet. *19c.* Adduktion im Hüftgelenk. *19d.* Beugung im Hüftgelenk, von Beugung im Kniegelenk begleitet. *19e.* Rotation im Hüftgelenk. *20.* Isolierte Plantarflexion im Fußgelenk. *20a.* Dorsalflexion im Fußgelenk, von Streckung im Kniegelenk begleitet. *21.* Isolierte Streckung der kleinen Zehen. *21a.* Die Bewegung (*21*) + Eversion im Fußgelenk + Streckung im Kniegelenk. *21b.* Streckung der kleinen Zehen + Beugung der großen Zehe. *22.* Isolierte Streckung der zweiten Zehe. *23.* Streckung aller Zehen. *23a.* Die Bewegung (*23*) + Dorsalflexion im Fußgelenk. *23b.* Beugung der großen Zehe + Streckung der kleinen Zehen + Dorsalflexion im Fußgelenk. *23c.* Beugung der großen Zehe + Dorsalflexion im Fußgelenk.

des Menschen würde also (vgl. Fig. 189) etwa aus der vorderen Zentralwindung, dem hintersten Teil der Frontalwindungen und dem Lobulus paracentralis bestehen; innerhalb desselben ist die Muskulatur



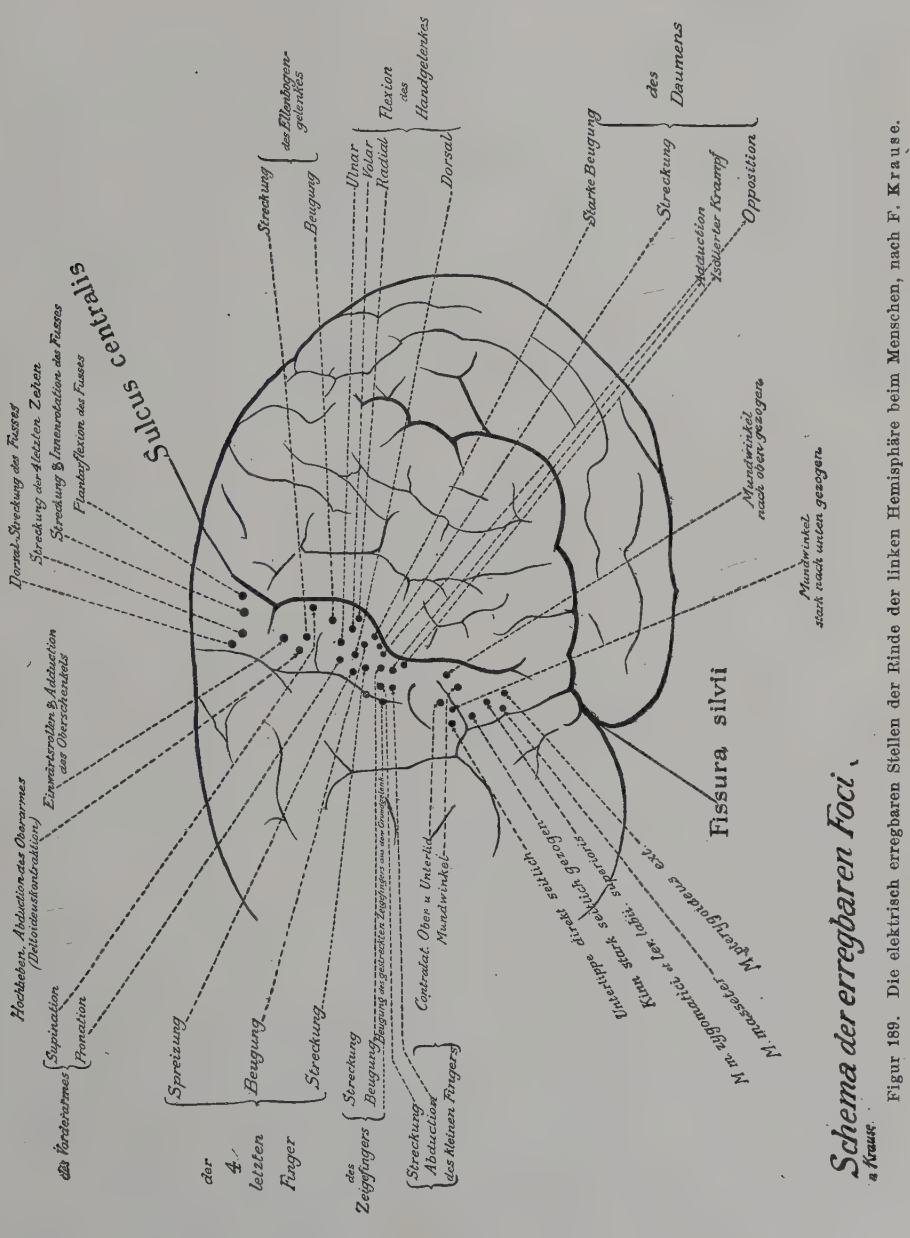
Figur 187. Das Menschengehirn von der linken Seite, nach Ecker.



Figur 188. Die mediale Fläche der rechten Hemisphäre des Menschengehirns, nach Ecker.

für die seitlichen Bewegungen des Kopfes und des Auges in dem hinteren Teil der zweiten Frontalwindung, die Gesichtsmuskulatur in dem unteren, die Muskulatur der oberen Extremität im mittleren und die der unteren Extremität im oberen Teil der vorderen Zentralwindung vertreten. Der

Lobulus paracentralis scheint den beiden gekreuzten Extremitäten zugeordnet zu sein (die schraffierte Stelle in Fig. 188). Oberhalb des Rindenfeldes für die obere Extremität befindet sich das Rindenfeld für die Muskulatur des Rumpfes.



Figur 189. Die elektrisch erregbaren Stellen der Rinde der linken Hemisphäre beim Menschen, nach F. Krause.

Auch dürfte es erlaubt sein, zu schließen, daß die feinere Lokalisation innerhalb jedes der Hauptfelder beim Menschen mit denen bei den Affen ziemlich genau übereinstimmt.

Bei den Reizungsversuchen am Menschenhirn zeigte es sich ferner, daß, ganz wie bei den anthropoïden Affen, die Lokalisation eine sehr scharfe ist, daß sich die ausgelösten Bewegungen auf einzelne Muskelgruppen beziehen, sowie daß sich zwischen den erregbaren Punkten unerregbare Stellen vorfinden.

Die klinischen und pathologisch-anatomischen Beobachtungen über die Folgen der Läsionen der Großhirnrinde beim Menschen, welche, wie selbstverständlich, viel zahlreicher als die Reizungsversuche am Menschenhirn sind, bestätigen, wie aus den Zusammenstellungen einschlägiger Fälle von Charcot und Pitres, Exner, Nothnagel und anderen hervorgeht, die aus diesen gezogenen Folgerungen in allem Wesentlichen. Überhaupt treten bleibende motorische Störungen nur bei Läsionen der vorderen Zentralwindung, einschließlich des Operculums und des Lobulus paracentralis, sowie des hinteren Teils der Frontalwindungen auf, und in bezug auf die feinere Lokalisation innerhalb dieses Gebietes lehren lokalisierte Bewegungsstörungen kortikalen Ursprunges ganz dasselbe wie die Reizungsversuche.

c. Gleichseitige und gekreuzte Wirkungen bei Reizung der motorischen Rindenfelder.

Wie schon bemerkt, beziehen sich die Bewegungen, welche durch Reizung der Großhirnrinde ausgelöst werden, wesentlich auf die Muskeln der gekreuzten Körperhälfte. Man kann aber auch Bewegungen in Muskeln der gleichen Körperhälfte erzielen.

Unter bilateralen Bewegungen erscheinen gewisse auch dann, wenn die Reizung mit sehr schwachen Reizen stattfindet. Bei der großen Mehrzahl der Muskelgruppen treten indes nur nach verhältnismäßig starken Reizen die gleichseitigen Muskeln in Tätigkeit.

Zu den bilateralen Bewegungen gehören die der Augen, indem bei Reizung der einen Hemisphäre beide Augen nach der gekreuzten Seite bewegt werden. Hier kontrahieren sich also der gleichseitige Rectus internus und der gekreuzte R. externus, die Bilateralität ist daher nur scheinbar. Es ist übrigens zu bemerken, daß hierbei auch die Hemmung des Tonus der Antagonisten eine wesentliche Rolle spielt. Wenn man an einem Affen alle Augenmuskelnerven z. B. links mit alleiniger Ausnahme des N. abducens durchschneidet und dann durch geeignete Reizung der Großhirnrinde eine Bewegung der Augen nach rechts hervorruft, so dreht sich auch das linke Auge, an welchem der Rectus internus gelähmt ist, nach rechts, indes nur bis zur Mittellinie. Das heißt, die Reizung hat den Tonus des linken Rectus externus aufgehoben. Da dieser Versuch auch bei der Reizung der Corona radiata, der inneren Kapsel usw. gelingt, muß die betreffende Hemmung subkortikal erfolgen (Sherrington, vgl. II, S. 410).

Wirklich bilateral treten die Gesichtsmuskeln in Tätigkeit, obgleich die der gekreuzten Seite sich kräftiger kontrahieren. Dasselbe gilt vom Buccinator sowie auch von den Muskeln der Zunge und der Stimmbänder.

Betreffs der übrigen gleichseitigen Muskelkontraktionen ist zu bemerken, daß ihre Latenzdauer länger ist als die der Kontraktion der gekreuzten Muskeln (Franck und

Pitres); daß sie nur bei stärkerer Reizung erscheinen; sowie daß die Muskeln der gleichseitigen Körperhälfte niemals solche Bewegungen machen wie die gekreuzten, sondern eine tonische Zusammenziehung unter dem Bilde eines Strecktetanus zeigen.

Es finden sich also zwischen den Bewegungen auf der gleichen und auf der gekreuzten Seite sehr erhebliche Verschiedenheiten, und es ist, wie besonders Gotch und Horsley betont haben, wohl anzunehmen, daß die gleichseitigen Muskeln nicht in derselben unmittelbaren Abhängigkeit von den motorischen Rindenfeldern stehen als die gekreuzten.

Man kann sich denken, daß die Erregung unter Mitwirkung der gekreuzten motorischen Rindenfelder auf die gleichseitigen Muskeln übertragen wird. Auch wenn dies der Fall ist, so ist dieser Weg nicht der einzige, denn nach Abtragung dieser Felder oder der ganzen gekreuzten Hemisphäre, sowie nach Durchschneidung der Kommissuren sind von mehreren Autoren gleichseitige Kontraktionen erhalten worden.

Der Übergang muß also in den niederen Zentren stattfinden. Nach Hemisektion des Rückenmarkes auf der linken Seite erhielt Lewaschew bei Reizung der linken Hemisphäre fortfahrend Bewegungen im linken Hinterbein. Hier hatte also die Erregung von der linken Hemisphäre den Umweg über die rechte Rückenmarkshälfte genommen und sich von dieser unterhalb des Schnittniveaus (XII. Brustwirbel) wieder auf die linke Hälfte des Rückenmarks fortgepflanzt.

Dies lehrt uns indes nichts Bestimmtes in bezug auf diejenigen Teile des zentralen Nervensystems, wo die Reizübertragung auf die gleichseitigen Muskeln stattfindet. Wahrscheinlich spielen hier die grauen Massen des Hirnstammes die wesentliche Rolle, und speziell könnte, wie Gotch und Horsley bemerkten, das Kleinhirn hierbei einen großen Anteil haben, indem es durch Impulse vom Großhirn erregt würde.

d. Die Kommissuren zwischen den beiderseitigen Rindenfeldern.

Man könnte sich von vornherein vorstellen, daß die mächtige Kommissur zwischen den beiden Hemisphären, der Balken, eine sehr große Bedeutung hätte, und es sind auch die weitgehendsten Hypothesen darüber aufgestellt worden. Diesen gegenüber ist aber das Resultat der tatsächlichen Erfahrungen sehr mager: wie mehrere Autoren (Longet, Magendie, Flourens, Franck, Ferrier, Koranyi u. a.) gefunden haben, erscheinen nach vollständiger Durchtrennung des Balkens in sagittaler Richtung gar keine Störungen im Verhalten des Tieres (Kaninchen, Hund), vorausgesetzt, daß die Hemisphären an sich völlig unversehrt sind. Auch krankhafte Läsionen des Balkens beim Menschen bewirken keine bleibenden Störungen (Wernicke), und Banchi hat einen Fall von vollständigem Mangel des Balkens und der vorderen Kommissur mitgeteilt, wo die Patientin, eine 73jährige Frau, im Leben keine Bewegungs- oder Sensibilitätsstörungen dargeboten hatte und auch geistig durchaus normal gewesen war.

Die bei den Leistungen des Gehirns notwendige Zusammenwirkung der beiden Hemisphären wird also auch ohne Beteiligung des Balkens zuwege gebracht; es scheint indes unfraglich zu sein, daß hierbei der Mechanismus der Verknüpfung der beiden Hemisphären ein anderer ist als bei unversehrtem Balken.

Die im Balken verlaufenden Fasern, welche die beiden motorischen Regionen untereinander verbinden, rufen bei Reizung der oberen Balkenfläche (mit Ausnahme des Rostrums und des Spleniums) bilaterale Muskelbewegungen hervor. Wenn der Ort der Reizung von vorn nach hinten verschoben wird, werden folgende Bewegungen erhalten: Bewegung des Kopfes und der Augen (bei Reizung gerade hinter dem Balkenknie); Bewegungen beider Arme im Schultergelenk und der oberen Hälfte des Rumpfes; Bewegungen der Unterarme, der Hände und der Finger; Bewegungen der hinteren Hälfte

des Rumpfes und des Schwanzes; Bewegungen der hinteren Extremitäten. Dagegen wurden keine Bewegungen der Gesichtsmuskeln erzielt. Die erwähnten Bewegungen waren nur selten so isoliert und scharf lokalisiert wie bei der Rindenreizung.

Nach Exstirpation der motorischen Region auf der einen Seite treten die Bewegungen nur einseitig auf: sie werden daher unter Mitwirkung der motorischen Region ausgelöst. Wenn der Balken nach sagittaler Durchschneidung und Exstirpation einer Hemisphäre gereizt wird, so werden dementsprechend nur unilaterale Bewegungen erhalten, und zwar nach Exstirpation der linken Hemisphäre nur auf der linken Seite. Die bei direkter Reizung der Balkenfasern ausgelöste Erregung geht also zuerst nach beiden motorischen Regionen und pflanzt sich dann in gewöhnlicher Weise auf die Kerne der motorischen Nerven fort (Mott und Schäfer).

Betreffend die Störungen, welche die Durchtrennung des Balkens bei Läsionen der Großhirnrinde verursacht, vgl. unten S. 440.

e. Die Rindenepilepsie.

Schon Fritsch und Hitzig bemerkten, daß man durch fortgesetzte Reizung der Großhirnrinde bei Tieren einen Krampfanfall hervorrufen kann, welcher sich nicht allein auf die Muskelgruppe, deren Rindenfeld gereizt worden war, sondern auf sämtliche Muskeln des Körpers erstreckt. Fortgesetzte Untersuchungen hierüber haben folgendes ergeben.

Der Krampf fängt immer in der Muskelgruppe an, deren Rindenfeld gereizt wurde, und breitet sich von da in einer ganz gesetzmäßigen Weise auf die übrigen Muskeln aus. Wenn bei einem Hund z. B. das linke Rindenfeld für die Bewegungen des Augenlides gereizt wird, so beginnt der Anfall im Augenlid auf der gekreuzten Seite und geht von dort auf die übrigen Gesichtsmuskeln über. Darauf wird der Kopf nach rechts gebeugt, wonach zuerst die vordere und dann die hintere rechte Extremität vom Krampf getroffen wird. Erst dann werden die Muskeln der gleichen (linken) Seite vom Krampf befallen, und in denselben schreitet er nun von unten nach oben in der Weise fort, daß zuerst die hintere, dann die vordere Extremität usw. angegriffen wird, wonach zuletzt die Muskeln der Augenlider auf der linken Seite in Tätigkeit treten.

Zur Charakteristik des Krampfes sei auf Fig. 190 hingewiesen: der Krampf ist zuerst ein tonischer, um dann ein klonischer zu werden. Als Nachwirkung zeigt sich ein soporöser Zustand oder auch eine starke Aufregung.

Die Anfälle erscheinen bei prolongierter Reizung schon während derselben, zuweilen aber erst nach Ende der Reizung. Sie können auch „spontan“ auftreten, wenn man innerhalb der motorischen Zone oberflächliche Läsionen macht und das Tier am Leben läßt: nachdem die Wunde vernarbt ist, treten die epileptischen Anfälle ohne äußere Reizung auf.

Auch beim Menschen kommt die kortikale Epilepsie bei irritativen Läsionen der motorischen Rinde vor und verhält sich im großen und ganzen, wie sie sich bei Tieren nach künstlicher Reizung darstellt. Von der gewöhnlichen Fallsucht unterscheidet sich diese dadurch, daß das Bewußtsein, im Anfang des Anfalls wenigstens, zuweilen auch während seines ganzen Verlaufes, beibehalten ist; der Kranke fühlt, wenn der Anfall erscheint, und kann sich also vor Schädlichkeiten während desselben schützen.

Die Rindenepilepsie kann auch durch Reizung anderer Windungen als der genannten hervorgerufen werden, aber nur in dem Falle, wenn diese in irgendwelchem physikalischen oder physiologischen Zusammenhang mit der motorischen Region stehen. Denn wenn diese exstirpiert wird, so wird die Reizung der außerhalb derselben liegenden Stellen erfolglos. Übrigens ist die Latenzdauer des Krampfes kürzer und seine Intensität größer bei Reizung innerhalb der motorischen Zone als bei Reizung außerhalb

derselben, was seinerseits andeutet, daß der Mechanismus in diesem Falle ein etwas anderer ist als in jenem.

Von einigen Autoren wird angegeben, daß auch bei Reizung des Centrum semiovale ein epileptischer Anfall angeregt werden kann, was aber von anderen entschieden in Abrede gestellt wird unter Hinweis darauf, daß bei den betreffenden Versuchen die Rinde nicht vollständig exstirpiert worden war.

Alles, was die Erregbarkeit der Rinde herabsetzt (Narcotica, Abkühlung usw.), setzt auch das Vermögen der Hirnrinde, einen epileptischen Anfall hervorzurufen, herab oder hebt es ganz auf. Auf der anderen Seite wird es durch verschiedene, die Erregbarkeit steigernde Einflüsse erhöht, wie z. B. durch Strychnin, Absinth und vor allem durch einen leichten inflammatorischen Zustand der Rinde.

Die Übertragung der Erregung nach den verschiedenen Muskelgruppen findet auch nach vorgängiger Exstirpation der gekreuzten motorischen Region statt. Wenn man das Rindenfeld einer bestimmten Muskelgruppe exstirpiert und dann auf derselben Hemisphäre das Feld eines anderen Muskels reizt, so daß ein epileptischer Anfall auftritt, so nimmt an diesem auch die Muskelgruppe teil, deren Rindenfeld exstirpiert worden war. Hier könnte das gleichseitige Rindenfeld (vgl. S. 416) beteiligt sein. Übrigens scheint der Balken den Weg zu bilden, auf dem der Anfall auf die Gegenseite übergeht, denn nach dessen Durchschneidung löst die Reizung der Hemisphäre nur einseitige Anfälle aus (Lewandowsky). Damit ist es indes nicht ausgeschlossen, daß auch die subkortikalen Zentren bei der Ausbreitung der Erregung nach den verschiedenen Muskelgruppen mitwirken. Dafür scheint die Beobachtung, daß bei weiter fortgeschrittenem Anfall die Exstirpation des motorischen Rindenfeldes den Krampf nicht aufhebt, gewissermaßen zu sprechen.

Figur 190. Epileptischer Anfall bei Reizung des motorischen Rindenfeldes, nach Franck. Die Dauer der Reizung ist durch die Schraffierung der unteren Linie angegeben. Etwa bei der zweiten vertikalen (*D*) Linie geht der tonische Krampf in einen klonischen über. Von links nach rechts zu lesen.

f. Die Ausschaltung der motorischen Rindenfelder.

Bei jeder, sei es durch einen operativen Eingriff oder durch irgendwelchen krankhaften Prozeß hervorgerufenen Zerstörung der Rinde muß berücksichtigt werden, daß die Läsion sich selten oder nimmer auf die Rinde allein erstreckt, indem noch die sub-

kortikalen Bahnen in größerem oder kleinerem Umfange dabei angegriffen werden. Daher dürfen, besonders bei der Frage nach der feineren Lokalisation innerhalb eines gewissen Rindengebietes, die einschlägigen Beobachtungen nur mit großer Kritik verwertet werden.

Wie die oben mitgeteilten Beobachtungen schon gezeigt haben, kann man nicht allein bei den niederen Wirbeltieren, sondern auch beim Kaninchen und Hunde (II, S. 394) das ganze Großhirn ausschalten, ohne daß das Tier dadurch sein Vermögen verliert, koordinierte Lokomotionsbewegungen auszuführen. Dies beweist ohne weiteres, daß bei diesen Tieren die motorische Region der Großhirnrinde für die betreffenden Bewegungen nicht unerläßlich ist. Jedoch zeigten sich beim großhirnlosen Hunde sehr bemerkenswerte Bewegungsstörungen, welche allerdings nicht allein von der Ausschaltung der motorischen Region abhängig zu sein brauchten, sondern auch von dem Wegfall der übrigen Teile des Großhirns verursacht sein konnten. Um die physiologische Bedeutung der motorischen Felder näher feststellen zu können, ist es daher notwendig, das Verhalten der Tiere zu untersuchen, bei welchen nur diese Felder exstirpiert worden sind.

Wenn bei einem Hund die motorischen Felder der einen Hemisphäre vollständig oder zu einem großen Teil abgetragen worden sind, so zeigt sich während der ersten Zeit nach der Operation eine mehr oder weniger bedeutende Bewegungsstörung auf der gekreuzten Seite; diese Störung ist aber nur eine vorübergehende. Allmählich gewinnt das Tier sein Vermögen wieder, die gekreuzten Muskeln zu bewegen, und nach einiger Zeit sind die noch zurückgebliebenen Bewegungsstörungen ganz minimal. Ein Hund, an welchem Goltz die ganze linke Hemisphäre exstirpiert hatte, war „versimpelt“; er war nicht so munter wie früher; er spielte nicht mit anderen Hunden usw. Kein einziger Muskel war aber bei ihm erlahmt. Wurde er gerufen, so kam er wedelnd mit dem Schwanz und ließ sich streicheln. Wenn man fortging, folgte der Hund. Er wies Hunde zurück, die ihm mißfielen. Er faßte ein Stück Brot ebenso geschickt als ein normaler Hund, hielt aber einen Knochen nicht ebensowohl mit der gekreuzten (rechten) Vorderpfote als mit der gleichseitigen. Er konnte sich auf den Hinterbeinen aufrichten, das rechte Bein war aber etwas schwach. Er lief von selbst hin und zurück, wandte sich aber öfter nach links als nach rechts; jedoch vermochte er es auch, obgleich weniger geschickt und weniger schnell, sich nach rechts zu wenden.

Es ist also unzweifelhaft, daß ein Hund, der die motorische Region auf der einen Seite verloren hat, diejenigen Muskeln noch bewegen kann, welche bei Reizung des betreffenden Rindenfeldes erregt werden. Man hat sich vorgestellt, daß ein solches Tier mit den betreffenden Muskeln keine intendierten Bewegungen ausführen könnte. Diese Ansicht wird indes durch folgende Beobachtung an einem Hund mit Zerstörung des ganzen Großhirnmantels auf der linken Seite widerlegt.

Vor das Tier wurde ein Napf hingestellt, in welchem unter grobem Kies Fleischstücke versteckt waren. Beim Scharren nach dem Fleisch benutzte es die linke Vorderpfote. Wurde aber diese festgehalten, so machte das Tier augenblicklich dieselben Bewegungen mit der rechten Vorderpfote (Goltz).

Gaule trug an einem gut dressierten Hunde beiderseits alles ab, was sich mit schwachem konstantem Strom erregen ließ. Nachdem die wie gewöhnlich auftretenden Lähmungserscheinungen vorüber waren, ließ Gaule den Hund wieder dressieren und

konnte dadurch erreichen, daß das Tier eine ganze Reihe von komplizierten Bewegungen, die im direkten Dienste der Intelligenz standen, wieder erlernte. Das Tier verriet indes eine ganze Reihe von Störungen, unter welchen vor allem zu erwähnen ist, daß es nicht imstande war, isolierte Bewegungen mit einer einzelnen Extremität auszuführen; seine Bewegungen waren ungestüm und wickelten sich unter Kraftverschwendung ab. Von einer richtigen Abstufung der Bewegungsakte war keine Rede; um z. B. die Pfote zu reichen, mußte das Tier sich zuerst aufrichten und gab dann beide nahezu gleichzeitig (die von ihm verlangte allerdings in etwas ausgiebigerer Weise) und in ziemlich explosiver Art.

Aus diesen und anderen derartigen Erfahrungen geht also hervor, daß die Bewegungen des Hundes, und zwar auch diejenigen, welche als intendiert und bewußt bezeichnet werden müssen, ohne Mitwirkung der motorischen Felder ausgeführt werden können, daß aber auf der anderen Seite die feinere Regulation der Bewegungen nach Ausschaltung derselben wesentlich gestört wird. Hieraus würde endlich folgen, daß beim Hunde die motorischen Felder eigentlich nur bei dieser feineren Regulation der Bewegungen notwendig wären.

Nach begrenzter Ausschaltung des motorischen Rindenfeldes bei den niederen Affen erscheint zuerst eine Lähmung in der entsprechenden Muskelgruppe; diese geht indes allmählich zurück, und durch Übung kann auch der Affe es dazu bringen, die dem exstirpierten Rindenfelde entsprechenden Muskeln ziemlich gut, und zwar auch bei intendierten Bewegungen zu benutzen.

H. E. Hering fand, daß die Rindenstelle, deren elektrische Reizung Bewegungen des Vorderarmes und darunter auch die Greifbewegungen auslöst, vollständig ausgeschaltet werden konnte, ohne daß das Tier die Fähigkeit verlor, die gekreuzte Hand zur Faust zu schließen und bei Greifbewegungen zu benutzen.

Goltz hatte Gelegenheit, mehr als 10 Jahre lang einen Affen zu beobachten, an welchem durch zwei Operationen der größte Teil des Stirnlappens und des Scheitellappens links zerstört worden war. Die motorische Region der linken Hemisphäre war also vollständig oder wenigstens zum allergrößten Teil ausgeschaltet. Jedoch gelang es, den Affen durch Abrichtung dahin zu bringen, daß er die Fähigkeit wiedergewann, den rechten Arm und die rechte Hand für sich allein zu bestimmten Zwecken zu bewegen. Er lernte es, Früchte mit der rechten Hand ergreifen und zum Gruße die rechte Hand darbieten usw. Der Affe konnte alle dem Willen gehorchenden Muskeln in Tätigkeit versetzen, die Bewegungen der rechtsseitigen Gliedmaßen blieben aber unvollkommen, plump und ungeschickt (vgl. auch oben II, S. 398).

Nach diesen Beobachtungen dürfte kaum mehr angenommen werden können, daß die motorische Region bei den niederen Affen für die Körperbewegungen eine wesentlich größere Bedeutung als beim Hunde hätte. Es ist ja sehr wahrscheinlich, daß hier ein gradueller Unterschied vorliegt, ein prinzipieller existiert sicherlich nicht.

Beim Schimpansen fanden Sherrington und Grünbaum, daß nach Exstirpation des ganzen reizbaren Gebietes für Daumen, Finger und Handgelenk rechts zuerst eine linksseitige Parese auftrat; diese ging aber bald

zurück, und nach einigen Wochen wurden Hand und Finger gut benutzt. Nach der folgenden Exstirpation des entsprechenden Bezirkes auf der linken Hemisphäre wurden die Bewegungen der linken Hand usw. nicht gestört, und auch die rechte Hand zeigte weitgehende Restitution der isolierten Bewegungen. Wurde jetzt auf der rechten Hemisphäre die ganze Armregion ausgeschaltet, so kam es zu starker Parese von Schulter und Ellbogen, die sich indessen bald besserte; die Hände wurden aber nicht von neuem paretisch.

In Übereinstimmung damit steht die Tatsache, daß von dem zuletzt exstirpierten Teil der Armregion bei elektrischer Reizung keine Handbewegungen hervorgerufen werden konnten.

Die Bewegungsstörung, welche nach einer Läsion der motorischen Region beim Menschen auftritt, ist in der Regel im Anfang größer als später, was wohl wesentlich durch irgendwelche Zirkulationsstörung und den Shock bedingt ist. Nachdem diese Fernwirkung der Läsion innerhalb weniger Tage vorübergegangen ist, treten die reinen Ausfallserscheinungen auf. Diejenigen Bewegungen, deren Rindenfeld zerstört ist, können nicht mehr wie vorher ausgeführt werden und bleiben bei Erwachsenen entweder definitiv aus oder werden wenigstens mit abnormer Schwäche gemacht. Dabei ist indes zu bemerken, daß die betreffenden Bewegungen jedoch in Assoziation mit anderen noch vonstatten gehen können. Wenn z. B. das Rindenfeld für die Streckung des rechten Daumens in seiner ganzen Ausdehnung zerstört ist, so verliert der Daumen die Fähigkeit, isolierte Extensions- und Abduktionsbewegungen sicher und mit Kraft auszuführen; in Verbindung mit den übrigen Fingern kann er aber noch zu verschiedenen komplizierten Bewegungen in geschickter Weise verwendet werden (v. Monakow).

Sehr deutlich geht der Einfluß der Großhirnrinde auf die Bewegungen des Menschen aus folgender Beobachtung hervor. Der Patient wurde mit linksseitiger Hemiplegie geboren. Als er, im Alter von 29 Jahren, in das Krankenhaus aufgenommen wurde, waren seine Extremitäten auf der linken Seite verkümmert; jedoch konnte er unter Anwendung von Krücken gehen, wobei er das linke Bein, welches er nicht vom Boden emporheben konnte, nachschleppte. Bei der Sektion wurde gefunden, daß die ganze rechte Hemisphäre des Großhirns verschwunden und durch Flüssigkeit ersetzt war (L'Allemand).

Bei ganz früh erworbenen Läsionen kann die Restitution in einem sehr erheblichen Umfang erfolgen. In einem von v. Monakow beobachteten Fall von Defekt der beiden rechten Zentralwindungen war der Kranke, im Alter von 10 Jahren, imstande, sich des linken, allerdings atrophischen Armes bei allen möglichen Verrichtungen des täglichen Lebens, z. B. auch beim Ballspiel in geeigneter Weise zu bedienen; eine beträchtliche Ungeschicklichkeit war indessen beim Gebrauch der linken Hand und Finger nicht zu verkennen.

Die Art und Weise, wie die Restitution nach Ausschaltung der motorischen Zone oder Teile derselben eigentlich zustande kommt, ist noch ziemlich dunkel. Daß hier nur das Verschwinden einer Shockwirkung

vorliegt, ist kaum anzunehmen, und wird, wie es scheint, direkt dadurch widerlegt, daß die Exstirpation einer Stelle innerhalb der motorischen Region, wenn diese ohne Nebenverletzungen sachgemäß vorgenommen wird, keine schwereren Symptome hervorruft, als die reizlose, durch Abkühlung der Rinde bewirkte Ausschaltung derselben Stelle (Trendelenburg).

Daß auch nicht die Restitution dadurch erfolgt, daß die entsprechende Stelle an der gekreuzten Hemisphäre die Funktion des zerstörten Feldes übernimmt, ist aus den oben (S. 422) erwähnten Beobachtungen von Sherrington und Grünbaum ersichtlich.

Wir müssen uns daher vorläufig damit begnügen, als Ursache der Restitution die Tätigkeit irgendwelcher anderer Rindenbezirke anzunehmen, was ja nur eine Umschreibung der zu erklärenden Tatsachen darstellt.

Nach einer Rindenläsion stellen sich in den gelähmten Extremitäten allmählich Kontrakturen, d. h. krankhafte, dauernde Zusammenziehungen ein. Über die Ursache derselben hat man verschiedene Hypothesen aufgestellt, deren Erörterung hier indes zu weit führen würde. Es sei nur bemerkt, daß nach H. Munk die Kontrakturen beim Affen vermieden werden können, wenn die erkrankten Extremitäten, sobald sie einen Widerstand gegen passive Bewegungen machen, täglich einige Minuten lang maximal gestreckt werden. Die Kontrakturen werden also durch die Bewegungslosigkeit der betreffenden Muskeln hervorgerufen. Sie bleiben daher bei solchen Tieren, die sich nach der Operation spontan bewegen, aus, denn hierbei wird die gelähmte Extremität, obgleich sie keine isolierten Bewegungen ausführen kann, dennoch beim Gehen usw. zusammen mit den anderen Extremitäten in Tätigkeit versetzt. Übrigens scheint die Kontraktur in einem Muskel nur dann zu entstehen, wenn dieser auch willkürlich innervationsfähig ist.

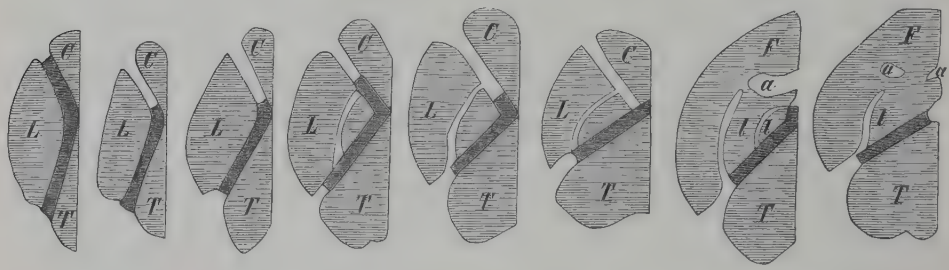
g. Der Verlauf der Leitungsbahnen von den motorischen Rindenfeldern nach den Kernen der motorischen Nerven.

Von den großen Pyramidenzellen (vgl. Fig. 182) der Großhirnrinde gehen Nervenbahnen aus, die durch das Centrum semiovale nach der inneren Kapsel hinzielen, durch dieselbe in den Großhirnschenkel übergehen und sich dann distalwärts bis zu den Ursprungskernen der motorischen Nerven fortsetzen, mit welchen Kernen sie sich möglicherweise unter Vermittlung anderer Nervenzellen (vgl. II, S. 356) verbinden. Die Verbindung der Pyramidenbahnen mit den motorischen Nerven ist eine gekreuzte. Die den motorischen Gehirnnerven zugehörigen Fasern treten in den verschiedenen Teilen des Hirnstammes auf die gekreuzte Seite über, während die Pyramidenfasern, welche in das Rückenmark übergehen, sich zum größten Teil im Kopfmark kreuzen (Pyramiden-Seitenstrangbahn), zum Teil aber ungekreuzt durch das Rückenmark hinabsteigen (Pyramiden-Vorderstrangbahn). Nach Zerstörung der Großhirnrinde degenerieren diese Bahnen.

Durch das Centrum semiovale verlaufen die aus der motorischen Region kommenden Bahnen, wie die klinischen Erfahrungen ergeben haben, und wie von vornherein anzunehmen ist, als ein ziemlich kompaktes Bündel; Läsionen innerhalb desselben rufen isolierte Lähmungen der Gesichts-, Arm- oder Beinmuskulatur hervor, was zeigt, daß die von den motorischen Rindenfeldern ausgehenden Bahnen auch im weiteren Verlauf voneinander getrennt sind.

In der inneren Kapsel drängen sich die Pyramidenbahnen immer näher zusammen, je tiefer der Querschnitt liegt. Nach den Versuchen von Beevor und Horsley füllen die Pyramidenbahnen den ganzen obersten Querschnitt der inneren Kapsel mit Ausnahme des vordersten und hintersten Abschnittes. Je weiter nach unten, um so mehr werden sie auf den hinteren Abschnitt der Kapsel beschränkt, wie dies aus der Figur 191 näher ersichtlich ist.

Bei Reizung der inneren Kapsel kann man sich davon überzeugen, daß die verschiedenen Pyramidenfasern auch hier ziemlich isoliert verlaufen. Ganz wie es bei einer nicht zu starken Reizung der Großhirnrinde der Fall ist, sind einige Bewegungen bilateral, die meisten aber unilateral. Die bilateralen Bewegungen sind Eversion der Lippen, Kaubewegungen, Schluckbewegungen, Adduktion der Stimmbänder — alle diese Bewegungen sind auf beiden Seiten des Körpers gleichstark; ferner Öffnung und



Figur 191. Die motorischen Bahnen (die dunkle Partie) in den verschiedenen Niveaus der inneren Kapsel, nach Beevor und Horsley. *L*, Linsenkern; *T*, Sehhügel; *C*, Schweifkern; *a*, vordere Kommissur; *F*, Vereinigungsstelle des Linsen- und Schweifkerns.

Schließung der Augenlider, Vorschieben der Lippen, Zurückziehen des Mundwinkels; hier ist die Bewegung auf der gekreuzten Seite stärker. Die übrigen Bewegungen sind streng unilateral.

Wenn der Ort der Reizung vom vordersten erregbaren Abschnitt der inneren Kapsel allmählich nach hinten bewegt wird, stellen sich bei den niederen Affen der Reihe nach folgende Bewegungen dar (Beevor und Horsley): Öffnung der Augenlider, Abweichung der Augen nach der gekreuzten Seite, Öffnen des Mundwinkels, Drehung des Kopfes und der Augen nach der gekreuzten Seite, Drehung des Kopfes allein nach der gekreuzten Seite, Bewegungen der Zunge, des Mundwinkels, der Schulter, des Ellbogens, der Handwurzel, der Finger, des Daumens, des Rumpfes, der Hüfte, des Fußes, des Knies, der großen Zehe, der kleinen Zehen. Auf einem und demselben Querschnitt decken sich die den verschiedenen Bewegungen entsprechenden Punkte.

Die Durchschneidung der inneren Kapsel ist nicht ohne sehr wichtige Nebenläsionen möglich, und daher sind auch die Störungen, welche nach dieser Operation eintreten, viel intensiver, als dies die Ausschaltung der motorischen Leitungsbahnen an und für sich bedingen würde.

Dasselbe gilt gewissermaßen auch von der Durchschneidung des Hirnschenkelfußes, denn hierbei kommen ja nicht allein die Pyramiden-

bahnen, sondern auch die von der Rinde zur Brücke ziehenden Fasermassen in Betracht. Nichtsdestoweniger sind die nach einer solchen Operation, selbst wenn sie doppelseitig stattfindet, bei der Katze erscheinenden Störungen nur sehr gering; das Tier erholt sich rasch, kann bald wieder gehen und in den Weg gestellte Hindernisse überwinden, und die elektrische Reizung der motorischen Zone übt bei einem solchen Tiere die gewöhnliche Wirkung aus (v. Economo und Karplus).

Es muß sich also noch eine andere Bahn vorfinden, durch welche die Großhirnrinde mit den motorischen Kernen des Rückenmarkes verbunden wird. Dies wird dadurch bestätigt, daß die Ausschaltung der Pyramidenbahnen im Halsmarke (am Hunde) keine wesentliche Änderung des Resultates bei der elektrischen Reizung der Großhirnrinde herbeiführt. Wenn aber außerdem noch das Monakowsche Bündel im III. Halssegment und andere im Hinterseitenstrange verlaufende Bahnen durchschnitten werden, bleibt die Reizung der Extremitätenregion erfolglos (Rothmann).

Beim Affen gehen die nach einseitiger Durchtrennung des Hirnschenkelfußes zuerst auftretenden Lähmungserscheinungen ziemlich bald wieder in hohem Grade zurück, so daß z. B. ein solches Tier schon am fünften Tage die Nahrung mit der lädierten Hand ergreifen konnte. Die elektrische Reizung der motorischen Zone löste auch hier die gewöhnlichen Kontraktionen in der Körpermuskulatur aus (v. Economo und Karplus).

Nach einseitiger Durchschneidung der Pyramidenbahn und des verhältnismäßig wenig entwickelten Monakowschen Bündels im III. Halssegment konnten beim Affen durch elektrische Reizung der Großhirnrinde nur Bewegungen der Hand, der Finger und der Zehen erzielt werden. Nichtsdestoweniger vermochte das Tier schon am Tage nach der Operation die betreffenden Extremitäten nicht allein beim Laufen, Klettern, Springen usw., sondern auch bei isolierten Bewegungen zu benutzen. Auch konnte der Affe neue Bewegungen annähernd so sicher wie jeder normale Affe lernen. Besondere Versuche ergaben, daß weder die kortikospinale Bahn der anderen Seite noch die gleichseitige Extremitätenregion hierbei nötig waren (Rothmann).

Beim Affen kann also die Pyramidenbahn durch andere Bahnen in weitem Umfange ersetzt werden, und nur in der Schnelligkeit der Bewegungskombinationen steht der pyramidenlose Affe weit hinter dem normalen zurück. Der Großhirnrinde stehen also, außer den Pyramidenbahnen und dem Weg über das Monakowsche Bündel, noch andere Wege offen, durch welche sie auf die Bewegungen des Körpers einzuwirken vermag.

Dieses Resultat folgt übrigens als eine unmittelbare Konsequenz aus der Tatsache, daß die willkürlichen, intendierten Bewegungen sowohl beim Hunde wie beim Affen nicht durch Zerstörung der motorischen Region aufgehoben werden.

h. Die Entwicklung der motorischen Rindenfelder.

Die Untersuchungen von Flechsig über die Markscheidenbildung der Nervenbahnen im zentralen Nervensystem haben ergeben, daß die Pyramidenbahnen beim Menschen erst am Ende des intrauterinen Lebens ihr Nervenmark bekommen. Beim Hunde werden die Pyramidenbahnen erst nach der Geburt mit ihrem Mark versehen.

Dementsprechend ist auch die Erregbarkeit der motorischen Region bei neugeborenen Hunden gering, so daß von einigen Autoren sogar angegeben wurde, daß die Großhirnrinde erst vom 10. Tage an erregbar sei. Dies scheint entschieden unrichtig zu sein, denn Paneth und andere haben gefunden, daß schon am 1. bis 2. Tage nach der Geburt durch Reizung der Großhirnrinde Bewegungen am Hunde erzielt werden können. Die Zahl dieser Bewegungen ist anfangs nur gering, nimmt aber während der ersten Lebenswochen schnell zu (Michailow).

Die durch Reizung erzielten Bewegungen bieten nach Bary verschiedene bemerkenswerte Unterschiede von denjenigen bei etwas älteren Tieren dar. Sie erstrecken sich nicht, wie bei diesen, auf einzelne Muskelgruppen, sondern es tritt eine Zusammenziehung in toto der ganzen vorderen bzw. hinteren Extremität der gekreuzten Körperhälfte ein; der Verlauf und die Latenzdauer sind bedeutend verlängert; eine Rindenepilepsie läßt sich nicht erhalten usw. Übrigens wird bei ganz jungen Tieren die Erregbarkeit der Rinde durch allerlei Schädlichkeiten, wie Narkose, Abkühlung, Bloßlegung, leicht vernichtet.

Etwa vom 10. Tage an entwickeln sich in der Rinde allmählich besondere Felder für die einzelnen Muskelgruppen; parallel damit werden der Zuckungsverlauf und die Latenzdauer kürzer, und die Ermüdbarkeit der Rinde wird geringer.

Auf der anderen Seite ist zu bemerken, daß bei dem Meerschweinchen, bei welchem die Pyramidenbahnen schon vor der Geburt ihr Mark bekommen, die Rinde bereits im Uterus erregbar ist und schon während der ersten Lebensstunden fähig ist, epileptische Anfälle auszulösen.

Von großem Interesse ist endlich die von Herzen u. a. gemachte Erfahrung, daß neugeborene Hunde, an welchem die motorische Region exstirpiert wurde, keinerlei motorische Störungen, auch nicht in unmittelbarem Anschluß an die Operation selbst darboten. Diese Erfahrung lehrt uns, daß die motorische Region zu einer Zeit, wo die Pyramidenbahnen noch nicht anatomisch fertig ausgebildet sind, auch keiner deutlichen physiologischen Leistungen fähig ist, was übrigens auch daraus folgt, daß neugeborene Hunde erst dann anfangen, sich auf den Füßen aufzurichten, wenn die Pyramidenbahnen ihr Mark bekommen haben.

§ 2. Die Einwirkung der Großhirnrinde auf die vegetativen Prozesse im Körper.

Bei der Darstellung der Innervation der verschiedenen vegetativen Organsysteme des Körpers habe ich schon vielfach Gelegenheit gehabt, darauf aufmerksam zu machen, daß die betreffenden Verrichtungen auch von der Großhirnrinde aus beeinflußt werden können. Um eine einigermaßen befriedigende Vorstellung von den Leistungen der Großhirnrinde zu bekommen, ist es notwendig, diese und andere entsprechende Erfahrungen hier in aller Kürze zusammenzustellen.

Wie wir gesehen haben, ruft die künstliche Reizung des Großhirns gar zu leicht einen epileptischen Anfall hervor, bei welchem sich die Erregung unter Mitwirkung subkortikaler Zentren auf die gesamte quergestreifte Muskulatur erstreckt. Zu gleicher

Zeit werden auch die Zentren der Atmung, des Herzens und der Gefäße, der Verdauungswerkzeuge, der Regenbogenhaut usw. miterregt — was allerdings von Interesse ist, uns indes in bezug auf den etwaigen Einfluß der Großhirnrinde an sich auf diese Organe und deren Verrichtungen nichts Bestimmtes ergibt.

Bei entsprechenden Versuchen an kuraresierten Tieren wird der epileptische Anfall wegen der Lähmung der Skelettmuskeln maskiert, die denselben begleitenden Erscheinungen von seiten der vegetativen Organe treten nichtsdestoweniger auf. Also können die an kuraresierten Tieren gewonnenen Ergebnisse nur mit großer Vorsicht für die Frage betreffend die direkte Wirkung der Großhirnrinde auf die vegetativen Vorgänge im Körper verwertet werden (Franck).

Der Einfluß, welcher von der Großhirnrinde auf die vegetativen Prozesse ausgeübt wird, scheint im allgemeinen von der motorischen Region und ihrer nächsten Umgebung auszugehen. Ja, Franck behauptet, daß diejenigen Wirkungen, welche er beim Hunde nach Reizung der Großhirnrinde auf die Atmung, das Herz, die Gefäße und die Speichelsekretion beobachtet hat, etwa von der ganzen motorischen Region aus und von keiner anderen Stelle der Rinde aus erhalten werden können. Die Atmung wird, ganz wie bei Reizung peripherer sensibler Nerven, je nach der Stärke der Reizung beschleunigt oder verlangsamt; der Umfang der Atembewegungen entweder tiefer oder oberflächlicher. Die Stimmritze verengert sich bei Tendenz zur Exspiration und erweitert sich bei Tendenz zur Inspiration, usw. — Bei schwacher Reizung werden die Herzschläge in der Regel beschleunigt, bei starker verlangsamt. Die Gefäße ziehen sich zusammen. — Ferner werden in derselben Weise die Speichelsekretion und die Kontraktionen der Harnblase durch Reizung der motorischen Region ohne jede nähere Lokalisation der erregbaren Punkte beeinflußt (vgl. I, S. 375, 560).

Andere Autoren sind indes zu wesentlich anderen Ergebnissen gekommen. Nach Horsley und Semon haben die Muskeln der Stimmbänder und des Kehlkopfes bei dem Affen ihr Rindenfeld in dem untersten Teil der Zentralwindungen, und innerhalb derselben können folgende Bewegungen lokalisiert werden: 1. bilaterale Adduktion der Stimmbänder; 2. dieselbe Bewegung + Bewegungen des Schlundkopfes; 3. Hebung des Kehlkopfes, von Bewegungen des Gesichtes, der Kiefern und der Zunge begleitet; 4. Senkung des Kehlkopfes.

Am Hunde bekommt man bei elektrischer Reizung der steil nach unten abfallenden Fläche des Gyrus praecruciatus verschiedene Kehlkopfbewegungen, die im allgemeinen doppelseitig sind (Krause), unter Umständen aber sich auf die eine Seite beschränken (Masini); ein zweites Rindenfeld für den Kehlkopf findet sich in der zweiten Windung (Katzenstein).

Bei verschiedenen Tierarten (Affe, Hund, Katze und Kaninchen) hat Spencer bei Reizung der Großhirnrinde folgende Wirkungen auf die Atembewegungen erhalten: Verlangsamung und Stillstand der Atmung durch Reizung lateralwärts von der Basis des Tractus olfactorius an der Grenze des Lobus temporo-sphenoidalis; Beschleunigung der Atmung auf Reizung an der konvexen Oberfläche in der Gegend der motorischen Rindenfelder; klonische Inspirationssteigerung (Schnüffeln) durch Reizung an der Grenze von Bulbus und Tractus olfactorius, ebenso am Gyrus uncinatus.

Bechterew und Mislawsky erwähnen, daß die Reizung gewisser Teile der motorischen Region beim Hunde eine Gefäßkontraktion und die anderer Teile eine Gefäßerweiterung bewirkt. Sie haben ferner auch Rindenfelder für die Prostata, die Tränen-, Milch- und Schweißdrüsen, für die Bewegungen der Vagina und der Gebärmutter sowie für die Erektion und die Samenentleerung gefunden.

Über die Einwirkung der Großhirnrinde auf die Absonderung und die Bewegung der Verdauungsorgane vgl. I, S. 383, 411.

Aus diesen Erfahrungen geht hervor, daß die Großhirnrinde, besonders die motorische Zone und ihre nächste Umgebung, auf

die vegetativen Vorgänge im Körper einen unverkennbaren Einfluß ausübt.

Die Bedeutung dieses Einflusses ist ohne Zweifel bei verschiedenen Organen sehr verschieden. Bewegungen, welche, wie die des Kehlkopfes und zum Teil auch die des Brustkastens, besonders nach vorgängiger Übung, äußerst genau und fein abgestuft werden können, müssen natürlich in sehr naher Abhängigkeit von der Großhirnrinde stehen, auch wenn die gröberen Bewegungen dieser Körperteile, wie sie bei der Lungenventilation stattfinden, unabhängig vom Großhirn ausgeführt werden.

Anders mit den von der Großhirnrinde erzielten Wirkungen auf das Herz, die Gefäßmuskeln usw. Diese sind, wie schon wiederholt bemerkt, wohl am richtigsten als eine Art Reflexe aufzufassen, denjenigen ähnlich, die durch allerlei zentripetale Nerven ausgelöst werden. Die meisten unter ihnen stellen gewissermaßen Begleiterscheinungen der unter dem Einfluß der Großhirnrinde auftretenden Muskelbewegungen dar, und einige wenigstens, wie die Beschleunigung der Herzschläge und die Gefäßkontraktion, treten ja bei jeder willkürlichen Muskelbewegung auf. Der Einfluß, den die Großhirnrinde auf diese Verrichtungen ausübt, hat also seine wesentliche Bedeutung darin, daß hierdurch die Kreislaufsorgane den an sie zu stellenden Anforderungen angepaßt werden.

Durch die Großhirnrinde werden aller Wahrscheinlichkeit nach außerdem die oben besprochenen Einwirkungen psychischer Zustände auf die vegetativen Verrichtungen des Körpers (vgl. I, S. 379; II, S. 335) vermittelt.

Endlich liegen Beobachtungen vor, welche darauf hindeuten, daß verschiedene Abschnitte des Großhirns auf den allgemeinen Nahrungszustand einen verschiedenen Einfluß ausüben.

Wenn nämlich einem Hunde der vorderste Teil des Großhirns an beiden Seiten in großer Ausdehnung exstirpiert wird, hat er meistens die Neigung, mager zu werden und zu bleiben; er leidet sehr häufig an einer hartnäckigen, entzündlichen Hautkrankheit, die mit starker Rötung und Jucken verbunden ist (Goltz). Etwa ähnliche Erscheinungen kommen auch bei der Katze, nicht aber beim Affen vor (Franz).

Dagegen wird ein Hund mit beiderseitigem Verlust der Okzipitallappen regelmäßig fett; es kann der Fall sein, daß auch ein solcher Hund Ekzeme bekommt, diese sind aber verhältnismäßig leicht in Schranken zu halten und zu heilen (Goltz).

§ 3. Die sensorischen Rindenfelder.

Um die Bedeutung der Großhirnrinde für die Sinnesempfindungen feststellen zu können, sind wir in erster Linie darauf hingewiesen, die Empfindungsstörungen zu untersuchen, welche bei Tieren und Menschen nach Läsion, Zerstörung oder Ausschaltung verschiedener Regionen der Großhirnrinde erscheinen. Bei Versuchen an Tieren begegnet uns indes der Übelstand, daß sie der Sprache ermangeln und daher uns nichts über ihre Empfindungen sagen können. Bis in der letzten Zeit war man daher darauf beschränkt, aus den Bewegungen und dem allgemeinen Verhalten der Tiere Schlüsse in bezug auf die etwaigen Störungen der Empfindung zu ziehen. Die

Schlüsse konnten daher nicht immer völlig überzeugend sein und waren besonders in Fällen, wo die Intelligenz des Tieres in hohem Grade herabgesetzt ist, und welche Fälle gerade für den vorliegenden Zweck von maßgebender Bedeutung sein könnten, sehr unsicher, und man war vielfach gezwungen, nur zu konstatieren, daß die Tiere durch irgendwelchen Sinnesreiz in ihren Bewegungen beeinflußt wurden, ohne bestimmt sagen zu können, inwiefern diese Reaktion als Ausdruck einer „bewußten" Empfindung gelten durfte, oder ob sie nicht als ein reiner Reflex aufzufassen war.

In der letzten Zeit haben sich indessen neue Möglichkeiten eröffnet, teils durch das Studium der bedingten Reflexe von Pawlow (vgl. II, S. 335), teils durch die Dressurmethode von Kalischer. Bei der letzteren wird das Tier so abgerichtet, daß es das ihm vorgesetzte Futter nur dann ergreift, wenn ein bestimmtes Zeichen gegeben wird, z. B. ein bestimmter Ton tönt. Nach dieser Versuchsweise kann man in ganz derselben Art wie bei der Anwendung der bedingten Reflexe die Sinnestätigkeit der Versuchstiere erforschen und ihre Abhängigkeit von den verschiedenen Teilen des zentralen Nervensystems kennen lernen.

Wie wichtig die unter diesen Umständen an Tieren erhaltenen Resultate auch sind, können sie indessen die aus Beobachtungen am Menschen gewonnenen Aufschlüsse bei weitem nicht ersetzen, und die Physiologie der sensorischen Rindenfelder muß sich immer noch im wesentlichen Grade auf die klinischen Erfahrungen stützen.

Auch durch Reizungsversuche, worüber näher unten, durch die Aktionsströme und vor allem durch das anatomische Studium der zentripetalen Leitungsbahnen können wir wertvolle Aufschlüsse in dieser Hinsicht erhalten.

In diesem Abschnitt werden wir uns darauf beschränken, die Regionen, wo die sensorischen Bahnen in der Großhirnrinde endigen, zu studieren. Diese Regionen werden als sensorische Rindenfelder oder als Sinnessphären (Fühlsphäre, Riechsphäre, Hörsphäre, Sehsphäre usw.) bezeichnet.

a. Gefühls- und Tastsinn.

Da, wie wir gesehen haben, sogar die vollständige Ausschaltung einer ganzen Hemisphäre beim Hunde nur verhältnismäßig geringe Störungen bewirkt und die Lokomotionsbewegungen des Tieres unerwartet wenig beeinträchtigt, so folgt, daß die unter dem Einfluß zentripetaler Nerven stattfindende Regulation der gröberen Bewegungen auch ohne die Beteiligung der Großhirnrinde erfolgen kann. Auf der anderen Seite zeigen Beobachtungen von Goltz, H. Munk u. a., daß beim Hunde die Exstirpation der motorischen Region und der derselben zunächst liegenden Rindenfelder allerlei Störungen des Tast- und Muskelsinns bewirkt. Hieraus folgt, daß die von allen Teilen des Körpers nach der Großhirnrinde ziehenden Bahnen des Tast- und Muskelsinns zum größten Teil wenigstens in das motorische Rindenfeld und dessen nächste Umgebung eintreten.

Entsprechende Sensibilitätsstörungen sind auch beim Affen nach Ausschaltung der hinteren Zentralwindung beobachtet worden. Nach einseitiger Operation büßt der Affe nicht sofort die Fähigkeit ein, isolierte Bewegungen mit dem gekreuzten Arm zu machen. Besonders gleich nach der Operation versucht er mit diesem Arm wie bisher zuzugreifen. Die Bewegungen sind aber stark ataktisch, sie erreichen ihr Ziel nicht, und sehr bald verzichtet dann das Tier darauf, diese Hand zu isolierten Bewegungen zu benutzen, außer wenn es gilt, sehr große Stücke festzuhalten, für die die gesunde Hand nicht genügt. In die Hand gelegte Gegenstände werden bei Ausschluß des Gesichtssinns nicht ergriffen, geringe Berührungen werden nicht beobachtet; dagegen lösen schmerzhafte Reize, wenn auch wohl schwerer als auf der anderen Seite, eine Allgemeinreaktion aus.

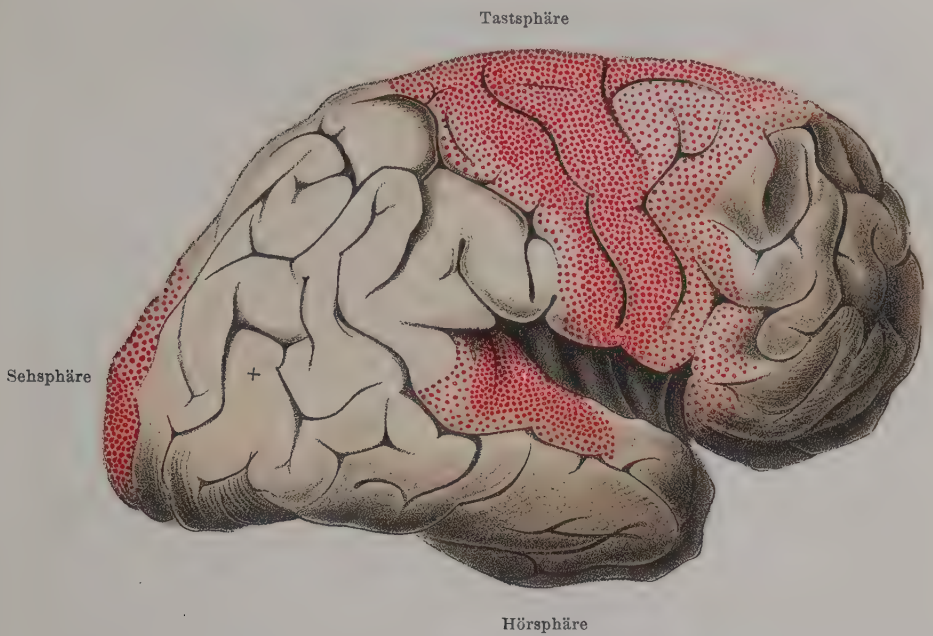
Auch der beiderseitige Verlust der hinteren Zentralwindung ruft keine Lähmung hervor: schon am Tage nach der Operation klettert das Tier; es vermeidet aber häufig, die Hände zum Greifen des Futters zu benutzen, und wenn dies geschieht, ist sichtbar jede Feinheit der Bewegung verloren gegangen. Sowohl die Gemeinschafts- als die Einzelbewegungen sind ataktisch, erstere aber in wesentlich geringerem Grade (Lewandowsky und Simons).

Obgleich die am Menschen gewonnenen Erfahrungen in vielen Punkten voneinander differieren, scheint es sich indes immer bestimmter herauszustellen, daß die motorische Region und ihre nächste Umgebung auch beim Menschen das Rindenfeld des Tastsinnes darstellt. — Sehr bemerkenswert ist aber die Erfahrung, daß sich die motorische und die sensible Störung in der Regel nicht decken. In einigen Fällen findet die Lähmung bei den meisten Muskeln der gekreuzten Seite statt, während die begleitende Sensibilitätsstörung nur geringen Umfangs ist; in anderen hat dagegen bei zirkumskripter motorischer Lähmung die Herabsetzung der Sensibilität einen sehr bedeutenden Umfang.

Aus den Zusammenstellungen der hierhergehörigen klinischen Fälle geht indes ganz bestimmt hervor, daß betreffend Sensibilitätsstörungen Läsionen der Okzipital-, Temporal- und des größten Teils der Frontallappen belanglos sind, daß also das Rindenfeld, dessen Läsion von solchen Störungen begleitet wird, die Zentral- und Parietalwindungen, den Lobulus paracentralis sowie möglicherweise den hinteren Teil der Frontalwindungen umfaßt.

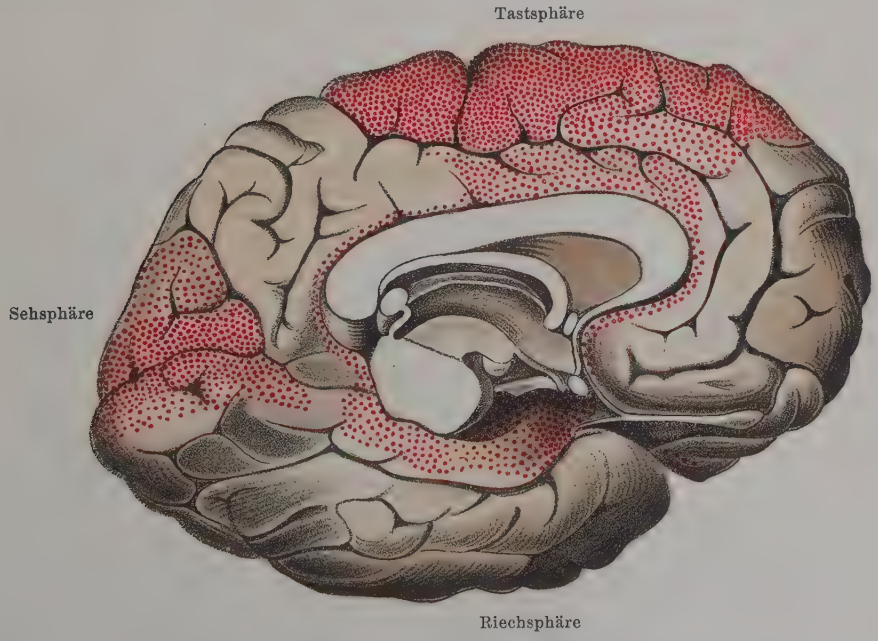
Das nähere Studium der einschlägigen Fälle scheint ferner zu ergeben, daß die vordere Zentralwindung, deren Bedeutung als Ursprungsquelle der langen zentrifugalen Nervenbahnen schon besprochen wurde (II, S. 413), ohne bedeutendere Sensibilitätsstörungen ausgeschaltet werden kann, daß also das sensible Rindenfeld zum größten Teil wenigstens aus der hinteren Zentralwindung und den Parietalwindungen bestehe. Die bei Läsion dieser Rindenteile erscheinenden Störungen scheinen in bezug auf die verschiedenen Modalitäten ziemlich verschiedenen Umfanges zu sein. Am geringsten würden die Schmerzempfindungen leiden; die Druck- und die Temperaturempfindungen sollen wohl ausnahmslos etwas herabgesetzt, jedoch lange nicht immer aufgehoben werden. Dagegen wird das Lokalisationsvermögen in sehr hohem Grade beeinträchtigt, und die Kranken können bei Prüfung desselben sehr große Fehler machen. Desgleichen werden auch die Bewegungsempfindungen in hohem Grade gestört: die Kranken erkennen weder die genaue Lage und Stellung, noch die passiven Bewegungen ihrer Glieder. Inwiefern die betreffenden Störungen bei den verschiedenen Modalitäten von dem Orte der Läsion innerhalb des betreffenden Bezirkes abhängig sind, darüber läßt sich zurzeit kaum etwas Bestimmtes sagen.

Einen weiteren Beweis für die hier dargestellte Auffassung finden wir in den anatomischen Erfahrungen über die Einstrahlung der Leitungsbahnen der Tastnerven usw. in die Großhirnrinde. Diese treten nämlich, wie Flechsig nachgewiesen hat, zum allergrößten Teil in die hintere Zentral-



Figur 192. Rechte Großhirnhemisphäre von außen, nach Flechsig. In dieser Figur wie in Figur 193 sind die Sinnessphären rot punktiert. Die dichter punktierten Abschnitte zeigen die Bezirke an, wo die meisten sensiblen Leitungen endigen.

windung, und nur ein kleiner Bruchteil gelangt in die vordere. Außerdem bekommen auch der Lobulus paracentralis sowie die I. Stirnwindung und



Figur 193. Innenfläche der linken Großhirnhemisphäre, nach Flechsig.

der Gyrus fornaticus derartige Fasern. Dagegen finden sich die Ursprünge der Pyramidenbahnen hauptsächlich in dem Lobulus paracentralis, in der gesamten vorderen Zentralwindung und dem hinteren Teil der I. Stirnwindung. Damit hängt auch die Tatsache zusammen, daß die vordere Zentralwindung sowie der hintere Teil der ersten und zweiten Stirnwindung eine von derjenigen der anderen Rindengegenden und auch der hinteren Zentralwindung verschiedene Struktur besitzt, welche vor allem durch die enorme Dicke der Schichten der mittelgroßen und oberflächlichen großen Pyramiden gekennzeichnet ist (Cajal; vgl. Fig. 182, II, S. 407). Aus diesem Verhalten erklärt es sich, wie motorische Lähmungen kortikalen Ursprungs nicht notwendigerweise von Sensibilitätsstörungen begleitet sein müssen.

Auch die Ergebnisse der elektrischen Reizung der betreffenden Region tun deren nahe Beziehungen zu den sensiblen Nerven dar. Dabei fühlt nämlich der nicht narkotisierte Mensch allerdings keinen Schmerz, wohl aber stellt sich als erster Effekt der Reizung eine juckende, stechende Empfindung in demjenigen Körperteil ein, dessen Muskeln sich bei der Reizung kontrahieren — eine Erfahrung, die mit den Angaben der an Rindenepilepsie leidenden Kranken über die Vorboten der epileptischen Anfälle übereinstimmt.

Kurz, nach den klinischen Beobachtungen am Menschen, wie auch aus den Tierversuchen scheint zu folgen, daß das Rindenfeld der Gefühls- und Tastnerven (Fühlsphäre) auch räumlich sehr nahe Beziehungen zu dem motorischen Rindenfeld hat, aber beim Menschen wenigstens größtenteils außerhalb des motorischen Rindenfeldes liegt.

b. Geruchs- und Geschmackssinn.

Die mit dem Geruchsorgan in Verbindung stehenden Teile des Gehirns sind bei verschiedenen Tiergattungen sehr verschieden entwickelt, und man unterscheidet daher zwischen osmatischen und anosmatischen Tieren. Beim Menschen ist der Geruchssinn, wie schon oben (II, S. 141) bemerkt, verhältnismäßig nur wenig entwickelt.

Unser Wissen über die Rindenfelder der Geruchsnerven ist fast ausschließlich auf anatomische Beobachtungen basiert. Laut dieser würde die Riechsphäre beim Menschen den gesamten hinteren Rand der Basis des Stirnlappens und den basalen Teil des Gyrus fornicatus einerseits, sowie andererseits den Uncus und einen Teil des benachbarten inneren Poles des Schläfenlappens umfassen. Diese beiden Sphären hängen am Grunde der Insel zusammen (vgl. Fig. 193). — Beim Hunde konnte Zavadsky an der unteren Fläche des Gehirns den Lobus pyriformis nebst dem daranliegenden Teil des Ammonshorns doppelseitig zerstören, ohne daß dabei das Geruchsvermögen verloren ging.

Über die Lage des Rindenfeldes für die Geschmacksnerven gibt Bechterew an, daß beim Hunde die doppelseitige Zerstörung eines Rindengebietes, welches dem vorderen-unteren Abschnitte der III. und IV. äußeren Windung (Fig. 180, II. S. 406) entspricht, den Geschmack vollständig aufhebt; bei einseitiger Läsion erfolgt totaler Verlust des Geschmackes auf der gekreuzten und geringe Abschwächung auf der gleichen Seite. Bei geringeren Zerstörungen stellt sich schon nach einigen Tagen eine Besserung des Geschmackes ein, während bei ausgedehnteren Läsionen der Geschmacks-

defekt noch nach Monaten fortbesteht. Bei Reizung der betreffenden Hirnstelle sah Bechterew Kontraktion der Lippen auf der gekreuzten Seite, Zungen- und Schluckbewegungen sowie Kaubewegungen.

c. Gehörsinn.

Nach H. Munk bewirkt die doppelseitige Entfernung der Temporallappen beim Hunde eine vollständige Taubheit ohne jede weitere Störung. Die Exstirpation des einen Temporallappens macht das Tier am gekreuzten Ohr taub. Reizung der Temporalwindungen ruft Bewegungen des äußeren Ohres hervor, welche wohl in irgendeiner Weise mit Gehöreindrücken in Zusammenhang gebracht werden müssen.

Entsprechende Resultate wurden auch von anderen Autoren beobachtet, es kommen aber auch Angaben vor, nach welchen die doppelseitige Ausschaltung der betreffenden Gehirnteile überhaupt nur vorübergehende oder gar keine deutlichen Zeichen von Taubheit bewirkt. Hunde, die auf gewisse Töne dressiert waren, reagierten nach umfangreicher Exstirpation der beiden Schläfenlappen allerdings nicht mehr wie früher auf Kommando und erschienen in dieser Beziehung taub; daß sie indessen den Ruf hörten, ließ sich aus gewissen kleinen Bewegungen ersehen: sie wußten aber jetzt weder, woher der Ruf kam, noch was er bedeutete. Nichtsdestoweniger waren ihre Reaktionen auf bestimmte Töne erhalten, und man konnte sie sogar auf neue Töne dressieren. Auch Affen, welche in gleicher Weise dressiert waren, reagierten nach beiderseitiger Exstirpation im Bereiche der Schläfenlappen noch auf den betreffenden Ton (Kalischer). Bei einem Affen, an welchem die beiden Temporallappen von Brown und Schäfer vollständig exstirpiert worden waren, erschien in unmittelbarem Anschluß an die Operation ein Zustand sehr herabgesetzter Intelligenz, der sich aber allmählich besserte, so daß das Tier wieder sehr intelligent wurde. Durch vielfache Untersuchungen konnten sich sowohl die genannten Autoren, als auch mehrere andere Physiologen und Ärzte davon überzeugen, daß sämtliche Sinne dieses Tieres inkl. des Gehörsinnes vollständig scharf waren. Demgegenüber kann man also nicht behaupten, daß die Reaktionen des Tieres auf Gehörreize eigentlich durch Reizung der Hautnerven bewirkt waren.

Aus dieser Beobachtung scheint daher hervorzugehen, daß die Gehörbahnen nicht allein in den Temporallappen, sondern auch anderswo endigen, obgleich sie in diesem Hirnteil wohl am meisten konzentriert sind.

Die Erfahrungen über den intrazerebralen Verlauf der Fortsetzungen des aus den Ganglienzellen des Schneckenganglions entspringenden N. cochlearis lassen indes keinen Zweifel darüber, daß gerade die Temporallappen beim Menschen in einer sehr nahen Beziehung zu dem Gehörnerven stehen. Diese Nerven treten nämlich durch Vermittlung der lateralen Schleife zu dem hinteren Vierhügel (Flechsig und Bechterew). Dieser ist mit dem Corpus geniculatum internum ausgiebig verbunden, welches seinerseits ausschließlich mit der Rinde des Schläfenlappens zusammenhängt (v. Monakow). Hier haben sich, nach Flechsig, als Endstätten des Gehörnerven die beiden Querwindungen herausgestellt.

Diese liegen in der Tiefe der Fossa Sylvii versteckt und schieben sich zwischen den hinteren Inselrand und den außen freiliegenden Teil der ersten Schläfenwindung hinein. Für ihre Bedeutung als Rindenfeld des Gehörnerven spricht noch der Umstand, daß in allen bisher bekannt gewordenen Fällen von totaler Taubheit infolge doppelseitiger Rindenzerstörung

beim Menschen stets die Gegend der Querwindungen beiderseits lädiert war, und daß auch Fälle einseitiger Taubheit oder Schwerhörigkeit bei einseitigen Herden auf einer Verletzung dieser Region oder ihres Stabkranzes, bzw. ihrer zuleitenden Fasern in der inneren Kapsel beruhten.

d. Gesichtssinn.

Sowohl experimentelle, als klinische und anatomische Untersuchungen weisen darauf hin, daß das Rindenfeld des Opticus wesentlich im Okzipitallappen zu suchen ist. Betreffend dessen feinere Abgrenzung gehen die Angaben indes vielfach auseinander, was zum Teil wenigstens davon abhängt, daß die Schärfe der Lokalisation bei verschiedenen Tiergattungen erheblich verschieden zu sein scheint.

Nach Goltz treten beim Hunde nach beiderseitiger Exstirpation der Okzipitallappen allerdings eine starke Herabsetzung des Sehvermögens und eine sehr beträchtliche Abnahme der Intelligenz auf, ohne daß jedoch das Tier als völlig blind bezeichnet werden kann. Denn obgleich das Tier sich weder um die geballte Faust noch um die Peitsche oder um ein brennendes Licht kümmert, so vermag es doch, Hindernisse ziemlich gut zu vermeiden, auch wenn es nicht an dieselben anstößt und also nicht durch Tastempfindungen geleitet wird. Diese Beobachtungen zeigen also, daß das geistig sehr heruntergekommene Tier entweder durch die noch zurückgebliebenen Rindenabschnitte Gesichtsempfindungen bekommt, oder auch daß die Netzhauterregung unter alleiniger Beihilfe von subkortikalen Zentren die Bewegungen des Tieres regeln kann.

Nach Bechterew kommt beim Hunde Blindheit nur durch Zerstörung der medialen Fläche des Okzipitallappens zustande, während die alleinige Ausschaltung des Rindenfeldes an der konvexen Oberfläche eigentlich nur die psychische Verwertung und Verarbeitung der optischen Eindrücke für eine kürzere oder längere Zeit aufhebt. Dieses Feld umfaßt, nach M. Minkowski, eine Region, die durch ihren anatomischen Bau besonders ausgezeichnet ist (Area striata, Brodmann).

Wenn diese Region z. B. rechts zerstört wird, so erblindet das linke Auge an seinen rechten drei Vierteln, und das Sehvermögen des rechten Viertels des rechten Auges wird in sehr hohem Grade herabgesetzt. D. h. jedes Auge ist mit den beiden Hemisphären verbunden, und zwar korrespondiert dabei das äußere Viertel mit der gleichseitigen und die drei inneren Viertel mit der gekreuzten Hemisphäre. Da aber im äußeren Viertel bei einseitiger Läsion des Gehirns nur eine starke Abnahme des Sehvermögens, aber keine bleibende Blindheit entsteht, muß das äußere Viertel der Netzhaut in beiden Hemisphären, wenn auch reichlicher in der gleichseitigen, vertreten sein.

H. Munk stellte sich vor, daß eine sehr genaue geometrische Projektion der beiden Netzhäute auf die Okzipitallappen stattfand. Diese Lehre ist allerdings in ihrer ursprünglichen Fassung nicht mehr haltbar; indessen hat Minkowski sie vor kurzem wieder aufgenommen, indem er gefunden hat, daß die inneren drei Viertel der Netzhaut mit dem Okzipitallappen in der Weise zusammenhängen, daß der vordere obere Abschnitt des optischen Rindenfeldes dem oberen Teil der Netzhaut entspricht, und der hintere untere Abschnitt desselben mit dem unteren Teil der Netzhaut korrespondiert. Kleine zirkumskripte Läsionen veranlassen jedoch keine bleibenden Defekte im Gesichtsfelde. Auf Grund dessen ist die Möglichkeit ausgeschlossen, daß jeder Punkt der Netzhaut mit einem einzigen, bestimmten Punkte der Großhirnrinde im Zusammenhang steht. Die Sache dürfte sich vielmehr etwa so verhalten, daß jedes Retinaelement ein ganzes Areal von Elementen der Sehrinde, dabei aber einige in größerem Grade als andere beeinflußt.

Mehrere Autoren haben aber noch beobachtet, daß beim Hunde Sehstörungen, welche sich durch eine temporäre Herabsetzung des Sehvermögens auf den entsprechenden Hälften der beiden Augen (gleichseitige Hemiamblyopie) kundgeben, auch nach Exstirpation anderer Rindenregionen (der motorischen Zone) erscheinen. Man könnte daraus schließen wollen, daß nicht allein der Okzipitallappen, sondern auch andere Teile der Großhirnrinde Fasern aus den optischen Leitungsbahnen bekämen und daß also das Rindenfeld des Gesichtssinns allerdings seine größte Konzentration im Okzipitallappen hätte, sich gleichzeitig aber auf weite Strecken außerhalb desselben ausdehnte.

Wie folgende Erfahrungen von Hitzig, welche von Exner und Imamura in ihrem vollen Umfange bestätigt wurden, dartun, liegt die Sache indes bei weitem nicht so einfach. Wenn man an einem Hunde einen Teil der Okzipitalrinde wegnimmt und dann, nachdem die Hemiamblyopie wieder ausgeglichen worden ist, die motorische Zone entfernt, so erscheinen keine neuen Sehstörungen. Dasselbe ist aber merkwürdigerweise auch dann der Fall, wenn die Operationen in umgekehrter Reihenfolge gemacht werden: nachdem die nach der Ausschaltung der motorischen Zone auftretende Hemiamblyopie vorüber ist, verläuft eine innerhalb des Okzipitallappens stattfindende Exstirpation völlig symptomenlos. Die Bedeutung dieser Erscheinungen werde ich später (vgl. S. 439) näher erörtern. Ich erwähne nur noch, daß Minkowski nach Exstirpationen innerhalb der Extremitätenregion in der Regel keine Sehstörungen nachweisen konnte.

Bei dem Affen bewirkt nach den im großen und ganzen untereinander gut übereinstimmenden Beobachtungen von H. Munk, Brown und Schäfer und anderen die Exstirpation eines ganzen Okzipitallappens Verlust des Sehvermögens auf den entsprechenden Hälften der beiden Netzhäute (gleichseitige Hemianopsie), und die doppelseitige Exstirpation der Okzipitallappen vollständige Blindheit. Auch bei dem Affen soll nach H. Munk eine Projektion der Netzhäute auf die Okzipitallappen, wie die oben für den Hund beschriebene stattfinden. Nach partieller Exstirpation innerhalb des Okzipitallappens haben aber Brown und Schäfer keine sicheren Resultate in dieser Richtung erzielt, und Franz hat Versuche mitgeteilt, wo die Zerstörung der konvexen Oberfläche des Okzipitallappens nicht von Blindheit, wohl aber von Störungen in bezug auf die Assoziation zwischen den Gesichtsempfindungen und den Körperbewegungen begleitet wurde.

Klinische Erfahrungen ergeben unzweifelhaft, daß wir auch beim Menschen das Rindenfeld des Sehnerven im Okzipitallappen haben. Nach einer genügend umfangreichen Läsion der Okzipitalrinde auf der einen Hemisphäre tritt, ganz wie bei dem Affen, gleichseitige bilaterale Hemianopsie auf. In der Regel ist diese unvollständig, indem die Trennungslinie des Gesichtsfeldes die Maculapartie freiläßt; in einzelnen Fällen kann sogar trotz doppelseitiger Hemianopsie (nach Läsionen der beiden Okzipitallappen) die Maculapartie ganz freibleiben.

Betreffend die Frage, welche Teile des Okzipitallappens als wirkliches Rindenfeld des Sehnerven aufzufassen sind, gehen die Ansichten beträchtlich auseinander. Nach Nothnagel entspräche es dem Cuneus und der ersten Okzipitalwindung, nach Vialet der ganzen medialen Oberfläche des Okzipitallappens. Demgegenüber vertritt besonders Henschen unter Vorführung sehr beweisender Fälle die Ansicht, daß nur die Rinde der Fissura calcarina als Rindenfeld des Opticus zu betrachten sei.

Ihm schließt sich Flechsig, auf entwicklungsgeschichtliche Studien gestützt, wesentlich an. Die Hauptmasse der optischen Leitungsbahnen endigt

in der Wand der Fissura calcarina, und die außerhalb derselben gelegenen Gebiete der Sehsphäre (mediale Oberfläche des Okzipitallappens und zu geringem Teil die erste Okzipitalwindung und der Okzipitalpol) haben nur einen beschränkten Anteil an den eigentlichen Sehleitungen. Nach v. Monakow umfaßt das optische Rindenfeld nahezu die ganze Rinde der Fiss. calcarina nebst der Lippe des Cuneus und dem Lobul. lingualis, ferner die Rinde der Fiss. retrocalcarina und ein Stück der Rinde in der kaudalen Umgebung der II. Okzipitalfurche.

Auch beim Menschen hat man versucht, eine kortikale Lokalisation der Retinaquadranten durchzuführen; gegen die betreffenden Resultate läßt sich indes, wie ganz besonders Wehrli hervorhebt, bemerken, daß überhaupt ein reiner kortikaler Fall von partieller Blindheit bisher noch nicht zur Beobachtung gelangt ist, indem überall neben der Rindenläsion auch die Sehstrahlung in größerem oder geringerem Umfange angegriffen gewesen ist.

Was sonst den Verlauf der optischen Leitungsbahnen betrifft, haben die hierhergehörigen Untersuchungen der Hauptsache nach folgendes ergeben. Die aus der Ganglienzellenschicht der Netzhaut stammenden NN. optici kreuzen sich teilweise im Chiasma, und zwar in der Weise, daß die aus der lateralen Partie der Netzhaut kommenden Fasern ungekreuzt bleiben; mit ihren Endverzweigungen stehen sie dann teils mit Ganglienzellen in den vorderen Vierhügeln — diese Fasern vermitteln den Pupillarreflex —, teils, wenn auch in geringerer Zahl, mit Zellen im Pulvinar, teils und zum größten Teil mit Zellen des Corpus geniculatum externum in Verbindung (hierher gehören alle aus der Macula stammenden Fasern). Beim Menschen entspringen nur aus den letzteren Bahnen, welche als die Sehstrahlung nach dem Okzipitallappen hinzielen.

Die Tatsache, daß bei Großhirnläsionen das Maculagebiet oft ganz frei bleibt, sowie daß nur äußerst selten oder niemals ausschließlich die den Maculahälften entsprechenden Teile des Gesichtsfeldes ausgefallen sind, ist nach v. Monakow dadurch bedingt, daß die Macula in einer ziemlich umfangreichen kortikalen Zone repräsentiert sein dürfte; die Maculafasern würden nahezu mit allen Teilen des Corpus geniculat. ext. verbunden sein, und infolgedessen könnten Erregungen der Macula immer noch kortikalwärts befördert werden können, solange noch leistungsfähige Sehstrahlungsfasern vorhanden sind. Auch ist es möglich, daß die ganze Macula in jeder Hemisphäre vertreten ist (v. Mayendorf).

Von dem Okzipitallappen gehen nach Flechsig kortikofugale Fasern in die Sehstrahlung über: diese führen Erregungen von der Großhirnrinde nach dem Thalamus und dem vorderen Vierhügel, durch deren Vermittlung von dem Okzipitallappen aus Erregungen auf verschiedene Muskeln usw. übertragen werden können.

Die künstliche Reizung der Rinde hinter dem Gyrus angularis hat beim Affen (H. Munk, Schäfer) konjugierte Augenbewegungen nach der gekreuzten Seite ergeben, welche, je nachdem verschiedene Punkte der betreffenden Region gereizt wurden, entweder bei erhobener oder gesenkter oder horizontaler Blickebene erfolgten. Bei der Schimpanse erzielten Sherrington und Grünbaum entsprechende Bewegungen nur vom äußersten

Pol an der konvexen Fläche sowie von den beiden Lippen der Fissura calcarina.

Die Latenzdauer dieser Bewegungen ist länger als die der entsprechenden Augenbewegungen, welche bei Reizung des Stirnlappens erscheinen, sie werden auch nach Ausschaltung desselben erhalten und werden daher wahrscheinlich unter Mitwirkung der soeben erwähnten subkortikalen Zentren ausgelöst. Wenn gleichzeitig die Okzipitalrinde und die Augenregion des gekreuzten Stirnlappens gereizt werden, so gewinnt diese. Von der Okzipitalrinde aus kann endlich eine Drehung des Kopfes nach der der Reizstelle entgegengesetzten Seite beim Hunde und Kaninchen erhalten werden (Steiner).

Durch Reizung der Großhirnrinde können auch Irisbewegungen ausgelöst werden; am leichtesten tritt eine Dilatation der Pupille hervor, und zwar beim Affen vor allem bei Reizung der motorischen Region für die Augenmuskeln und des Okzipitallappens. Diese Dilatation kommt auch bei durchschnittenen Halssympathici zum Vorschein und dürfte also, zum Teil wenigstens, als eine Hemmung des Sphincters aufgefaßt werden müssen. Wie es scheint, wird nur ausnahmsweise eine Verengerung der Pupille bei Rindenreizung erzielt.

e. Zusammenfassung.

Aus dem hier über die Rindenfelder der Sinnesnerven Mitgeteilten scheint mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, daß bei denselben ebenso wie bei dem motorischen Rindenfeld die Konzentration immer schärfer wird, je höher wir in die Reihe der Säugetiere hinaufsteigen, wie auch, daß die Bedeutung dieser Felder für die Sinnesempfindungen immer größer wird. Ferner zeigt es sich als allgemeine Regel, daß allen diesen sensiblen Rindenfeldern zentrifugale Bahnen zugeordnet sind, welche Reize auf Muskeln übertragen, die für die betreffenden Sinnesempfindungen in erster Linie wichtig sind: so liegt das Rindenfeld für die sensiblen Nerven der Haut, der Muskeln und der Gelenke in nächster Nähe des großen motorischen Rindenfeldes oder fällt mit ihm wesentlich zusammen; von dem Schläfenläppchen, wo das Rindenfeld des Gehörnerven liegt, erhält man Ohrenbewegungen und vom Okzipitallappen Augenbewegungen. Die tiefere physiologische und psychologische Bedeutung dieser Rindenfelder werden wir im folgenden Abschnitt erörtern.

Dritter Abschnitt.

Die psycho-physischen Leistungen des Großhirns.

Obgleich eine eingehendere Darstellung der psychischen Leistungen des Menschen selbstverständlich in diesem Buch nicht in Frage kommen kann, ist es doch angezeigt, die durch die moderne Gehirnforschung gewonnenen wichtigsten psycho-physischen Tatsachen hier kurz zusammenzustellen, weil diese an und für sich, unabhängig von jedem psychologischen System und von jeder spiritualistischen oder materialistischen Anschauung uns einen nicht gering zu schätzenden Einblick in den verwickelten Mechanismus der Gehirntätigkeit gestatten. Wir bezeichnen diese Leistungen als psycho-physische, um damit zu betonen, daß wir dieselben unter Ausschluß aller Metaphysik, einzig von der rein körperlichen Seite betrachten werden, ohne dadurch irgendwelche Stellung in bezug auf Spiritualismus oder Materialismus nehmen zu wollen.

§ 1. Die Bedeutung der motorischen und sensorischen Rindenfelder.

Wie wir gesehen haben, stellen die motorischen Rindenfelder den kortikalen Ursprungsort der langen motorischen Leitungsbahnen dar, und in den verschiedenen sensorischen Rindenfeldern endigen die verschiedenen sensiblen Leitungsbahnen. Welches ist die physiologische und psychophysische Bedeutung dieser Rindenfelder?

Den theoretisch einfachsten Fall haben wir wohl in den Rindenfeldern der höheren Sinne zu suchen, denn bei diesen spielen die Körperbewegungen nur eine verhältnismäßig untergeordnete Rolle und treten bei weitem nicht so in den Vordergrund, wie dies bei der Fühlsphäre der Fall ist. Wir beginnen daher mit jenen.

Die zurzeit allgemeinste Auffassung ist wohl die, daß die Erregung dieser Rindenfelder an und für sich die entsprechenden einfachen Sinnesempfindungen hervorruft, daß also die einfachen Gesichtsempfindungen in der Sehsphäre des Hinterhauptlappens, die einfachen Gehörempfindungen in der Hörsphäre des Schläfenlappens usw. entstehen.

Dies kann aber nicht als wirklich nachgewiesen erachtet werden. Folgen wir z. B. den Leitungsbahnen der optischen Eindrücke von der Peripherie nach der Großhirnrinde, so ist es ohne weiteres ersichtlich, daß jede vollständige Unterbrechung derselben, gleichviel wo sie stattfindet, eine vollständige Erblindung verursachen muß, sowie daß jede partielle Unterbrechung, gleichviel wo, wenn sie nur immer dieselben Teile der optischen Leitungsbahnen trifft, notwendig eine partielle Blindheit hervor-

rufen wird. In dieser Hinsicht ist es ganz gleich, ob die Unterbrechung durch eine periphere Läsion oder durch die Läsion eines entsprechenden Teiles des optischen Rindenfeldes stattfindet[1]). Nur wenn man postuliert, daß die Tätigkeit jedes noch so kleinen Teiles der Großhirnrinde bewußte Vorgänge hervorbringen soll, kann man also sagen, daß die einfachste Gesichtsempfindung durch die Erregung des optischen Rindenfeldes hervorgerufen wird. Dieses ist aber nur ein unbewiesenes Postulat.

Übrigens sind auch die allereinfachsten Zustände in unserem Bewußtsein immerhin noch sehr kompliziert. Bei dem einfachsten optischen Eindruck, einem leuchtenden Punkt, bemerken wir nicht allein die Lichtstärke und die Farbe, sondern auch die Lage im Gesichtsfeld, die scheinbare Entfernung vom Auge, die scheinbare Größe. Dies alles wird beim ersten Anblick ohne weiteres erkannt, und es ist wenigstens sehr schwer sich vorzustellen, daß dies durch die alleinige Tätigkeit des optischen Rindenfeldes zustande kommen könnte.

Es erscheint daher richtiger, anzunehmen, daß vom optischen Rindenfeld aus Bahnen ausgehen, welche dasselbe mit anderen Rindenregionen verbinden, und daß sogar die allereinfachste Gesichtsempfindung ihr Entstehen dem Zusammenwirken mehrerer verschiedener Rindenregionen verdankt. Hierbei wird natürlich die vom optischen Rindenfeld zugeführte Erregung eine wichtige, ja in den meisten Fällen wahrscheinlich die wichtigste Komponente darstellen. Besonders ist mit Flechsig zu betonen, daß das, was der Empfindung ihren lebhaften Charakter verleiht, was sie sinnlich scharf und deutlich macht, gerade durch diese Komponente zustande kommt.

Wie vielfach die verschiedenen Sinnessphären untereinander verbunden sind und eine wie große Bedeutung dies für die psychische Verwertung unserer Sinneseindrücke hat, geht sehr schön aus folgender Erfahrung an operierten Blindgeborenen hervor. Das optische Erkennen eines ihnen geläufigen äußeren Objekts lernen sie durch gleichzeitige Betastung desselben; hierbei gewinnt die Gesichtswahrnehmung durch die Tastvorstellung ihre richtige Deutung. Wenn der Operierte aber nur ein einziges Mal ein beliebiges Objekt in dieser Weise untersucht hat, vermag er es mit dem Auge sofort wiederzuerkennen. — Die Verbindungen des optischen Zentrums mit den übrigen Teilen der Großhirnrinde waren also schon da, und es war für den Operierten nur nötig, den Gesichtseindruck mit dem Tasteindruck ein einziges Mal zu vergleichen, um das optische Erinnerungsbild des Gegenstandes bleibend zu fixieren. Es scheint also keine Rede davon sein zu können, daß die optischen Erinnerungsbilder, wie man es sich vielfach vorstellt, im optischen Rindenfeld sozusagen eingeprägt sind, denn dann dürfte bei Fällen, wie dem besprochenen, dieses Einprägen doch nicht so außerordentlich schnell stattfinden können.

Auch die eingehende Analyse, welcher Exner die von Hitzig bei Läsionen der motorischen Zone beim Hunde beobachteten Sehstörungen und ihre Restitution unterworfen hat (vgl. II, S. 435), zeigt die Beteiligung verschiedener Rindenfelder bei den Gesichtswahrnehmungen.

---

[1]) Ich sehe hierbei natürlich von dem eigenen Einfluß der niederen optischen Zentren ganz ab.

Wenn die Rinde innerhalb der motorischen Region zerstört wird, so werden dadurch auch viele Fasern, welche den Okzipitallappen mit dieser Region verbinden, durchschnitten. Der durch die adäquate Reizung des Sehnerven ausgelösten Wahrnehmung müssen daher diejenigen Komponenten fehlen, welche sich auf die Motilität beziehen. Infolgedessen wird die Verarbeitung der Gesichtseindrücke nach der Operation mangelhaft, und es stellt sich Hemiamplyopie ein, trotzdem das optische Rindenfeld an sich noch unversehrt ist. Bei der Restitution übernimmt die gekreuzte Hemisphäre die Aufgaben der lädierten, und in ihr bilden sich allmählich die funktionellen Verbindungen aus, welche endlich zu der vollständigen Wiederherstellung führen. Eine jetzt erfolgende Exstirpation innerhalb des Okzipitallappens an der lädierten Hemisphäre ist nunmehr belanglos, da dieser Hemisphäre bei der Verarbeitung der Gesichtseindrücke keine Rolle mehr zufällt.

Eine gewichtige Stütze gewinnt diese Deutung dadurch, daß die Durchtrennung des Balkens — welche Operation beim unversehrten Tiere ohne nachweisbare Störungen verläuft (vgl. II, S. 418) — beim einseitig operierten Tiere die schon zurückgegangene Hemiamblyopie sofort, und zwar ohne Restitutionsmöglichkeit hervorruft. Dementsprechend bleibt die Hemiamblyopie dauernd bestehen, wenn man zu gleicher Zeit ein Stück Rinde entfernt und den Balken durchschneidet. Die hierbei tätigen Fasern finden sich nur in der hinteren Hälfte des Balkens und entstammen wahrscheinlich der Rinde des Okzipitallappens und nicht subkortikalen Sehganglien (Yoshimura).

Was hier über das Rindenfeld des Sehnerven ausgeführt ist, gilt natürlich auch für die Rindenfelder der anderen höheren Sinnesnerven sowie für diejenigen des Gefühls- und Tast- usw. Nerven: die in diesen ausgelöste Erregung wird unter Vermittlung neuer Bahnen auf andere Teile des Gehirns übertragen, und durch das Zusammenwirken mehrerer verschiedener Rindenregionen werden die auf diese Sinne sich beziehenden bewußten Vorgänge hervorgerufen.

Aus unserem ganzen Wissen über die Tätigkeit der nervösen Zentralorgane geht mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß die motorischen Zellen in der elektrisch erregbaren Region nicht an sich die Körperbewegungen, insofern diese durch eine Rindentätigkeit hervorgerufen werden, auslösen, denn wo motorische Zellen sonst im zentralen Nervensystem vorkommen, werden sie ja entweder von anderen Nervenzellen aus erregt oder auch durch Stoffwechselprodukte in eine anhaltende Tätigkeit versetzt. Das letztere kann nicht hier stattfinden, da ja die betreffenden Bewegungen keine andauernden Krämpfe darstellen.

Es müssen also die motorischen Zellen des betreffenden Rindenfeldes von anderen Zellen her den wirkenden Reiz bekommen. Als solche Zellen kommen die in der motorischen Region bei gewissen Tieren in größerer Menge, beim Affen und besonders beim Menschen in verhältnismäßig geringer Zahl vorhandenen sensiblen Zellen, bzw. die bei diesen in der hinteren Zentralwindung vorhandenen sensiblen Vorrichtungen wohl in erster Linie in Betracht. Unter ihrer Beteiligung können wahrscheinlich allerlei einfache Bewegungen, welche im großen und ganzen nur eine Art von Reflexen darstellen, ausgelöst werden. Hierher gehört der von H. Munk beschriebene Berührungsreflex (eine schwache Beugung der Zehen und des Fußes, wenn man den Finger von unten nach oben leicht über die Haare des Fußrückens

hinführt), welcher nach Exstirpation der Extremitätenregion dauernd verloren geht.

Daß indessen die betreffende einfache Kombination von sensiblen und motorischen Mechanismen selbst beim Hunde nur einen sehr beschränkten Wirkungsbereich haben kann, folgt daraus, daß die Isolierung des motorischen Feldes für eine bestimmte Muskelgruppe durch einen kreisförmigen Schnitt ganz dieselbe Wirkung hat, wie die vollständige Exstirpation dieses Feldes (Marique; Exner und Paneth).

Dasselbe geht gewissermaßen auch daraus hervor, daß man bei lokalisierter künstlicher Reizung innerhalb der motorischen Region — vorausgesetzt, daß hierbei kein epileptischer Anfall ausgelöst wird — immer nur verhältnismäßig einfache, auf wenige Muskelgruppen beschränkte Bewegungen erzielt, welche ziemlich vollständig der geordneten Zusammenwirkung mehrerer verschiedener Muskelgruppen ermangeln, welche den willkürlichen Bewegungen eigen ist und sogar bei gewissen Rückenmarksreflexen auftritt.

Die motorische Region kann also ihre Tätigkeit nur unter dem Einfluß von Erregungen, die ihr von anderen Rindenabschnitten zugeführt werden, entfalten, und bei den mehr komplizierten Bewegungen ist dies ja schon deshalb offenbar, weil dieselben in der Regel unter stetiger Beteiligung des Gesichtes (feinere Handarbeit allerlei Art) oder des Gehörs (Spielen musikalischer Instrumente) nicht allein eingeübt, sondern auch immer weiter ausgeführt werden.

Betreffend die Ortsbewegungen wissen wir, daß das Großhirn nicht allein für sich und also auch nicht die motorische Region es vermag, die dabei stattfindende Regulation in genügendem Grade zu besorgen, denn hier spielt ja das Kleinhirn eine durchgreifende Rolle, und ein Teil dieser Regulation ist möglicherweise sogar den Rückenmarkszentren übertragen (vgl. II, S. 350 und 374). Dies zeigt so deutlich wie möglich, daß die eigenen Leistungen der motorischen Region nur ein Gelenk in der bei den Ortsveränderungen tätigen Kette nervöser Vorgänge darstellen können.

Aus diesem allen würde also folgen, daß die motorischen Rindenfelder, auch wenn wir den daselbst vorhandenen sensiblen Apparaten die gebührende Beachtung schenken, wesentlich nur als Knotenpunkte zu betrachten sind, von welchem aus die in der Großhirnrinde ausgearbeiteten motorischen Impulse wieder nach den subkortikalen Zentren im Gehirn und Rückenmark abgegeben werden.

Daß die physiologische Dignität der betreffenden Region nicht eine besonders hohe sein kann, wird noch dadurch bestätigt, daß sie und die von ihnen ausgehenden Leitungsbahnen selbst bei so hoch stehenden Tieren wie dem Hunde und dem Affen vollständig ausgeschaltet werden können, ohne daß die willkürlichen und intendierten Bewegungen dadurch dauernd aufgehoben werden (vgl. II, S. 420).

Gegen die Auffassung, daß die willkürlichen motorischen Impulse in irgendwelcher Weise in den motorischen Rindenfeldern entstehen sollten, spricht endlich auch folgender Versuch von J. R. Ewald sehr deutlich. Wenn man an einem Hund ein kleines Loch im Schädel anlegt und dort nach Eröffnung der Dura in geeigneter Weise Elektroden befestigt, kann man die elektrische Reizung der Rinde auch bei dem ungefesselten

Tiere ausführen. Je nachdem die Reizung das eine oder andere motorische Rindenfeld trifft, werden verschiedene Bewegungen ausgelöst, von welchen aber das Tier gar keine Notiz nimmt, auch wenn dadurch eine gerade stattfindende willkürliche Bewegung unterbrochen wird.

Auch bei Reizung außerhalb des motorischen Rindenfeldes können nach Ewald an ungefesselten Hunden Bewegungen erhalten werden, welche mit den in diesen Regionen repräsentierten Sinnen keinen direkten Zusammenhang haben. So bekommt man mitten aus der Sehsphäre häufig Bewegungen des Vorderbeins, mitten aus der Hörsphäre Kieferbewegungen usw., während die Rindenfelder der höheren Sinne sonst nur Bewegungen in solchen Muskeln, welche dem entsprechenden peripheren Sinnesorgan zugeordnet sind, hervorrufen, also der Hinterhauptlappen Augenbewegungen, der Schläfenlappen Ohrenbewegungen usw.

Baer, der die Versuche Ewalds weitergeführt hat, teilt noch mit, daß man von einem bestimmten Rindenfeld aus manchmal nicht die von diesem abhängigen Kontraktionen, sondern andere erhält: so vom Gebiet für die Nackenmuskulatur Zuckungen der Extremitäten, vom Facialisgebiet solche der Rumpf- und Beckenmuskulatur. Auch wurden Bewegungen des Kopfes und der Hinterbeine bei Reizung des Okzipitallappens beobachtet. Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß eine der sonst unerregbaren Zone zugehörige Gehirnstelle dadurch erregbar gemacht werden konnte, daß eine zweite an und für sich erregbare Stelle gleichzeitig oder kurz vorher gereizt wurde, wie auch die Erscheinung, daß umgekehrt Punkte der motorischen Region plötzlich versagten. Diese und andere ähnliche Erscheinungen dürften wohl durch das Vorhandensein ausgedehnter Verbindungen zwischen den verschiedenen Stellen der Großhirnrinde und durch die Annahme erregender und hemmender Elemente zu deuten sein.

§ 2. Die Sprachvorstellungen.

Unsere Sprachvorstellungen erfordern, wie schon eine nur oberflächliche Überlegung über ihr Zustandekommen ergibt, die Zusammenwirkung einer großen Anzahl verschiedener Rindenteile. Durch verschiedene Läsionen der Großhirnrinde und des Centrum semiovale werden verschiedenartige, deutlich hervortretende Störungen der Sprachvorstellungen usw. zuwege gebracht. Das Studium dieser Störungen läßt uns einen weiteren Einblick in den bei den psycho-physischen Prozessen stattfindenden Mechanismus gewinnen. Ich folge hierbei wesentlich v. Monakow.

Das neugeborene Kind hat ein vollständiges Vermögen, alle seine Muskeln zu bewegen, es sieht und es hört. Ihm ermangelt dagegen in wesentlichem Grade das Vermögen, die Tätigkeit der einzelnen Muskelgruppen zu zweckmäßigen Bewegungen zu koordinieren, es versteht nicht, was es sieht, es begreift nicht, was es hört, seine einzige Sprache ist das Schreien. Nun fangen sowohl das Seh- als auch das Hörvermögen an, geübt zu werden. Das Kind lernt allmählich die Menschen und die gewöhnlichsten Gegenstände seiner Umgebung erkennen, es hört die Wörter, mit welchen diese Menschen und Gegenstände benannt werden, und lernt nach und nach auch diese erkennen. Endlich fängt es selber an, diese Laute nachzuahmen; nach mehreren vergeblichen Versuchen gelingt es ihm zuletzt, den ersten verständlichen und ordentlich artikulierten Laut hervorzubringen; dies ist gewöhnlich der Name der Mutter, Mama.

Und so geht es unaufhörlich weiter; das Kind gewinnt eine immer mehr umfassende Kenntnis von dem Aussehen verschiedener Gegenstände, lernt ihre Namen und übt sich, dieselben auszusprechen, d. h. die dabei notwendigen Bewegungen der Sprachwerkzeuge in zweckmäßiger Weise auszubilden.

Schon sehr frühzeitig entwickelt sich beim Kinde das Vermögen der Begriffsbestimmung, indem die einzelnen konkreten Gegenstände derselben Art unter einen allgemeineren Gesichtspunkt zusammengefaßt werden. Mit der fortschreitenden Entwicklung der geistigen Fähigkeiten des Kindes kommt es allmählich auch dazu, Begriffe über die gegenseitigen Beziehungen der verschiedenen Gegenstände zueinander, über ihre Eigenschaften, über ihre Lage in Zeit und Raum usw. in seinen Gedankenkreis einzuverleiben. Endlich fangen auch die abstrakten Begriffe für das Kind an, mehr als Worte zu sein, und es eignet sich immer mehr eine allerdings noch sehr vage und unbestimmte „Weltanschauung" an.

Bei dieser ganzen Entwicklung der geistigen Fähigkeiten spielt die Sprache eine maßgebende Rolle, und zwar eine um so höhere, je mehr sich das Kind mit den abstrakteren Begriffen vertraut macht. Um die Gegenstände an sich und ihre einfachsten gegenseitigen Beziehungen zu erkennen, braucht das Kind keinen großen Wortschatz, denn es kann dies durch die unmittelbare Anschauung leisten. Anders bei komplizierteren Beziehungen konkreter Gegenstände und besonders bei abstrakteren Begriffen: hier kann nur durch die Sprache eine befriedigende Auffassung erhalten werden.

Die Namen der konkreten Gegenstände haben also für unsere geistigen Leistungen eine viel geringere Bedeutung als die Wörter, durch welche die abstrakten Begriffe bezeichnet werden, und wir können daraus schließen, daß letztere eine bedeutend vielseitigere Tätigkeit des Gehirns als erstere notwendig haben. Dementsprechend finden wir auch bei gewissen, infolge von Gehirnleiden auftretenden Sprachstörungen (leichtere Formen der sogen. amnestischen Aphasie), daß die Kranken die Eigennamen und Sachnamen vergessen, während abstrakte Substantiva, Zeitwörter, Beiwörter, Bindewörter usw. noch erhalten sind.

Eine wesentliche Bereicherung erfahren die Sprachvorstellungen, wenn das Kind mit dem Lesen und Schreiben beginnt. Die in der Schriftsprache benutzten Symbole des gesprochenen Wortes, die Buchstaben und die daraus zusammengesetzten Wörter, werden in derselben Weise wie die gesprochenen Wörter eingeprägt, und zu gleicher Zeit bildet sich beim Kinde die Fähigkeit aus, diese Symbole in Schrift zu reproduzieren. Ganz wie andere Bewegungen werden die beim Schreiben ausgeführten durch verschiedene zentripetale Erregungen kontrolliert.

Unsere Sprachleistungen sind also die Summe von folgenden Komponenten: die Erinnerungsbilder des gesprochenen und geschriebenen (gedruckten) Wortes; die Fähigkeit, die beim Sprechen und Schreiben notwendigen koordinierten Bewegungen auszuführen; diese Fähigkeit ist ihrerseits mit einer stetigen Kontrolle durch entsprechende zentripetale Erregungen verbunden.

Eine eingehendere Besprechung der überaus zahlreichen, während der letzten Jahrzehnte gesammelten klinischen und pathologisch-anatomischen Beobachtungen über die durch Läsionen der Großhirnrinde und des Marklagers hervorgerufenen, mannigfaltigen Störungen der Sprachvorstellungen würde zu viel Raum beanspruchen, und ich muß mich daher auf eine ganz kurze, halb-schematische Zusammenstellung der wichtigsten Tatsachen betreffend die Sprachstörungen der einen oder anderen Art, welche durch Läsionen des Großhirns hervorgerufen werden können, beschränken.

Zu der Zeit, wo die Lehre von der funktionellen Verschiedenheit verschiedener Rindenfelder im menschlichen Gehirn noch verhältnismäßig wenig entwickelt war, war man vielfach geneigt, für jede der bei den Sprachvorstellungen beteiligten Komponenten ein engbegrenztes Zentrum anzunehmen, dessen Zerstörung in sogen. reinen Fällen nur die entsprechende

Phase der Sprachleistungen aufheben sollte, während die übrigen Phasen davon völlig unberührt bleiben würden. So würde die Zerstörung des Zentrums für das Sprechen keine Störung des Schreibens und des Lesens und auch keine Beeinträchtigung der Auffassung des gesprochenen Wortes bewirken; durch eine andere Läsion könnte letztere ganz verloren gegangen sein, ohne daß die innere Sprache und die expressiven Sprachleistungen im mindesten gestört werden würden usw.

Eine nähere Untersuchung der einschlägigen Krankheitsfälle hat indessen ergeben, daß von einer derartigen schematisch einfachen Anordnung keine Rede sein kann und daß für die volle Entfaltung unserer Sprachleistungen umfangreiche Regionen der Großhirnrinde in Anspruch genommen werden. Andererseits zeigt aber die Erfahrung, daß bei der Zerstörung gewisser Regionen der Großhirnrinde oder der Marksubstanz besonders leicht Sprachstörungen eintreten, daß also die normale Beschaffenheit eben dieser Stellen für den normalen Ablauf unserer Sprachvorstellungen in gewissen Beziehungen eine maßgebende Bedeutung haben muß. Die betreffenden Störungen werden als Aphasie in eine einheitliche Gruppe zusammengefaßt.

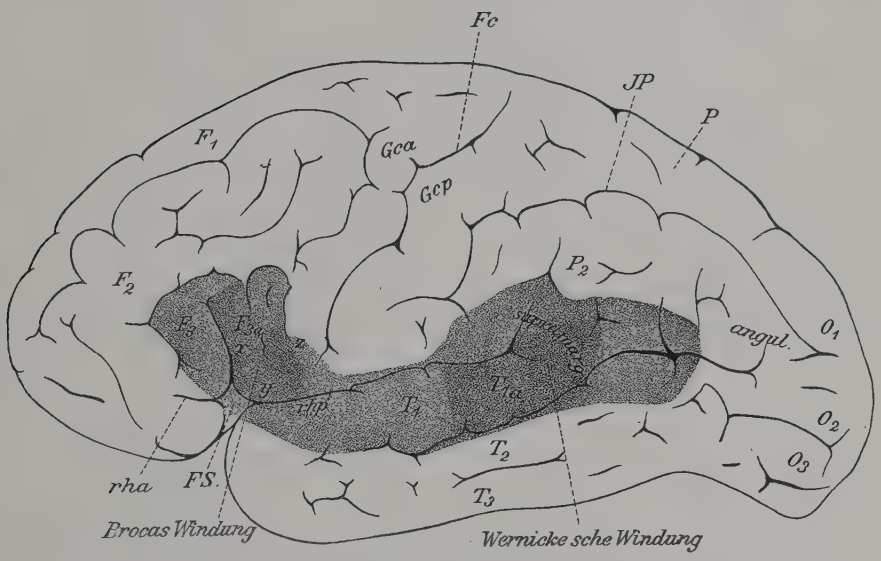
Eine der einfachsten Formen der Aphasie ist die Alexie oder Wortblindheit, welche sich dadurch charakterisiert, daß der Kranke entweder die (gedruckten oder geschriebenen) Buchstaben gar nicht mehr erkennt, oder auch aus denselben die Wörter nicht mehr zusammensetzen kann. Diese Störung tritt ein, wenn (bei Rechtshändern) das tiefe Mark des linken Gyrus angularis und der zweiten Okzipitalwindung lädiert ist, wobei die entsprechende Rindenregion unversehrt sein kann. Die einfache Alexie wäre demnach durch die Unterbrechung von Assoziationsfasern zwischen dem optischen Rindenfeld und anderen, für die Sprachvorstellungen wichtigen Rindenregionen hervorgerufen. Daß die Rinde des Gyrus angularis nicht, wie es sich mehrere Autoren vorstellen, als „Zentrum“ für das Lesen aufgefaßt werden darf, scheint unter anderem daraus hervorzugehen, daß bei oberflächlicher Läsion derselben die Alexie nicht notwendig eintritt.

Die Alexie kann ohne andere Sprachstörungen verlaufen, was leicht zu verstehen ist, wenn wir uns daran erinnern, daß das Lesen bei der Entwicklung unserer Sprachvorstellungen (nebst dem Schreiben) die letzte Instanz ist und also auf die übrigen Sprachmechanismen nur einen verhältnismäßig geringen Einfluß ausüben dürfte.

Auch das Schreiben kann bei vorhandener einfacher Alexie noch möglich sein, was sich dadurch erklärt, daß die beim Schreiben wirksamen Assoziationsbahnen der Läsion entgangen sind. Es kann dem Kranken sogar gelingen, eine Schrift zu dechiffrieren, indem er beim Anblick der Buchstaben die denselben entsprechenden Schreibbewegungen ausführt. Das Lesen findet hier unter Anwendung der Erinnerungsbilder dieser Bewegungen statt, indem diese durch Assoziationsfasern mit Rindenfeldern in Verbindung gebracht werden, welche die noch übrigen Sprachvorstellungen vermitteln.

Andere Störungen der Sprache werden durch Läsionen innerhalb der in Figur 194 dunkler schraffierten Region und des darunter liegenden Markes zuwege gebracht, und zwar bei Rechtshändern nur, wenn die Läsion die linke Hemisphäre trifft. Hierbei zeigen sich, je nach dem Sitz und der Ausdehnung der Läsion ziemlich bedeutende Verschiedenheiten sowohl in bezug auf die Art, als auch auf die Intensität der Sprachstörungen, welche in zwei, durch vielfältige Modifikationen ineinander übergehende Gruppen (motorische und sensorische Aphasie) geteilt werden können, je nachdem die expressiven oder die perzeptiven Sprachleistungen durch die Läsion mehr gelitten haben.

Die motorische Aphasie, welche durch die oben erwähnte Arbeit Brocas für die Entwicklung unserer Anschauungen über die Verrichtungen



Figur 194. Laterale Ansicht der linken Großhirnhemisphäre mit der Sprachregion, nach v. Monakow. Das dunkler schraffierte Feld ist die eigentliche Sprachregion.

des Großhirns von einer so großen Bedeutung gewesen ist (II, S. 404), tritt in ihrer reinsten und einfachsten Form hervor, wenn nur die speziell motorischen Sprachleistungen aufgehoben sind, d. h. wenn die willkürliche Sprache, das Nachsprechen und das laute Lesen verloren gegangen sind, dagegen das Schreiben, das Verständnis der Schrift und des gesprochenen Wortes noch etwa normalerweise vonstatten gehen. Dabei zeigen die Gaumen-, Mund-, Kau- und Zungenmuskeln bei der Nahrungsaufnahme keine nennenswerten Störungen; auch spricht der Kranke die ihm etwa übriggebliebenen Worte und Laute, wenn auch mühsam, dennoch korrekt aus. Bei ihm fehlt die Sprache, weil der Erregungskomponente der inneren Sprache die Angriffspunkte für die motorische Realisation der Sprachlaute entzogen sind. Diese Störungen treffen bei Läsionen ein, die etwa im

Bereiche des Operkularteils der vorderen Zentralwindung tief in den Markkörper dringen.

In diesen Bereich gehört nach der allgemeinen Auffassung noch der hintere Abschnitt der dritten Frontalwindung. Demgegenüber vertritt v. MAYENDORF die Ansicht, daß die Aphasie-Region sich nur so weit nach vorne erstreckt, als die Rinde nach dem Typus der ersten Zentralwindung gebaut ist. Es kann vorkommen, daß diese Rindenformation auf die dritte Frontalwindung übergeht; wo dies nicht der Fall ist, kann diese Windung ohne nachweisbare Sprachstörungen erkrankt sein.

Bei umfangreicheren Zerstörungen dieser Region nebst der vorderen Partie der Insel kommen viel bedeutendere Störungen zum Vorschein. Hier zeigen sich nicht allein die willkürliche Sprache, das laute Lesen und das Nachsprechen aufgehoben oder doch schwer geschädigt; auch das spontane Schreiben, sowie das Schreiben nach Diktat ist stark gestört, was nicht von der Lähmung des rechten Armes bedingt ist, denn das Abschreiben gelingt dabei im allgemeinen leidlich gut; das Verständnis des geschriebenen oder gedruckten Wortes ist jedenfalls erschwert, auch wenn keine ohne weiteres erkennbaren Störungen zurückbleiben. Die Kranken ermüden schnell beim Lesen; sie sind nicht imstande, die Worte zu finden, wenn die diese zusammensetzenden Buchstaben, der eine nach dem anderen, ihnen gezeigt werden, und sie können außerdem unfähig sein, die Worte zu erkennen, wenn die Buchstaben in vertikaler, statt wie gewöhnlich in horizontaler Reihe geschrieben sind usw. Insofern es eine gewöhnliche Konversation gilt, ist das Verständnis des gesprochenen Wortes unversehrt; größere Schwierigkeit bietet es den Kranken, einem längeren Vortrag zu folgen.

Diese Form von Aphasie zeichnet sich also vor allem durch Störungen in der Koordination der beim Sprechen und Schreiben notwendigen Bewegungen aus; hierzu gesellt sich aber auch eine Störung des Lesevermögens, was alles teils durch die Rindenläsion an sich, teils durch Unterbrechung von Assoziationsbahnen zu erklären ist. Bei den meisten Menschen ist erfahrungsgemäß auch das stille Lesen mit mehr oder weniger deutlichen Bewegungen der Sprachwerkzeuge verbunden, wie ja auch das Erlernen des Lesens in der Weise stattfindet, daß die Buchstaben, bzw. die Wörter laut ausgesprochen werden. Bei dem Verständnis des geschriebenen oder gedruckten Wortes dürfte also die Wahrnehmung der bei der Aussprache stattfindenden Bewegungen in der Regel eine sehr wesentliche Rolle spielen, infolgedessen die hier besprochene Bewegungsstörung auf das Vermögen, die Schrift zu verstehen, mehr oder weniger einwirken muß. Je geläufiger aber das Lesen ist, eine um so geringere Rolle wird natürlich diese Assoziation zwischen Laut und Schrift spielen, und um so geringer wird sich auch die Alexie bei Läsion dieser Rindenregion darstellen müssen.

Wenn die obere Schläfenwindung in genügender Ausdehnung beschädigt wird, so erscheint die andere typische Form der Aphasie, welche wegen ihres augenfälligsten Symptomes als Worttaubheit oder nach WERNICKE, welcher diese Form zuerst beschrieben hat, sensorische Aphasie bezeichnet wird.

Auch hier haben wir Fälle, wo die Störung eine ganz einfache ist: der Kranke kann sprechen, lesen und schreiben, die innere Sprache hat

nur eine minimale Störung erfahren, nur kann er nicht mehr das gesprochene Wort verstehen, während er jedes leise Geräusch und jeden Ton nicht nur hört, sondern auch richtig deutet. Ihm ermangelt also das Vermögen, die Klänge der Buchstaben richtig zu deuten, was aller Wahrscheinlichkeit nach von einer Unterbrechung gewisser Assoziationsbahnen mit gleichzeitiger Erhaltung der übrigen im Dienste der Sprachvorstellungen stehenden Nervenelemente bewirkt wird. Eine ganz genaue Lokalisation dieser Störung scheint zurzeit kaum aufgestellt werden zu können.

In der Regel ist aber die Worttaubheit mit viel ernsthafteren Störungen der Sprachvorstellungen verbunden, wie ja auch leicht zu verstehen ist wenn wir bedenken, einen wie großen Einfluß die gehörten Worte auf die gesamten Sprachvorstellungen haben und wie vielfach die akustischen Assoziationsbahnen mit den übrigen Regionen des Gehirns verbunden sein müssen. Bei Rindenläsionen im Schläfenlappen müssen daher zahlreiche Assoziationsbündel mehr oder weniger beschädigt werden und infolgedessen vielerlei Sprachstörungen die Worttaubheit begleiten.

Die klinische Erfahrung hat in dieser Hinsicht folgendes ergeben. Bei der willkürlichen Sprache finden sich stets mehr oder minder umfangreiche Störungen: der Kranke hat Schwierigkeit, die richtigen Worte zu finden; nicht selten verstümmelt er die Worte und zeigt Neigung zur Wortverwechslung und zum Reden in Kauderwelsch (Paraphasie), und da die Klangkontrolle stark geschädigt ist, wird sich der Kranke der gemachten Fehler nicht immer bewußt. Oft zeigt er auch einen intensiven Drang zu sprechen, gleichgültig ob man ihn hört oder nicht. Das Nachsprechen ist meist aufgehoben, weil die gehörten Worte im Gedächtnis nicht festgehalten und nicht verstanden werden können. Das laute Lesen ist erheblich gestört; die Buchstaben werden zwar gesehen, aber nicht immer als Klangzeichen von bestimmter Bedeutung erkannt. Die Fähigkeit zu schreiben, spontan und nach Diktat, ist in der Regel sehr hochgradig beeinträchtigt, und die Fähigkeit zu kopieren oft herabgesetzt. Ebenso finden wir, wenn die Zerstörung der ersten Schläfenwindung etwas ausgedehnter ist, auch das Verständnis der Schrift mehr oder weniger und zuweilen in einem sehr hohen Grade herabgesetzt.

Die Störungen, welche durch Läsionen der I. Temporalwindung hervorgerufen werden, können übrigens vielfach variieren, je nach der geistigen und literarischen Entwicklung des betreffenden Individuums. Bei hochentwickeltem Lesevermögen wird sowohl das Verständnis der Schrift als auch das Sprechen und das Schreiben bei dieser Läsion weniger herabgesetzt, als dies bei verhältnismäßig ungeübten Individuen der Fall ist.

Nach den aphasischen Sprachstörungen kann eine Restitution in höherem oder geringerem Grade stattfinden, und zwar in gewissen Fällen so schnell, daß sie aller Wahrscheinlichkeit nach als Ausdruck des Verschwindens der Shockwirkung aufgefaßt werden muß. In anderen Fällen dauert es aber viel länger, bis die Symptome zurückgehen: hier haben

andere Rindenfelder die durch die Zerstörung linkerseits verloren gegangenen oder herabgesetzten Leistungen übernommen, oder auch sind unter Mitwirkung von noch übrig gebliebenen Kollateralen usw. neue Assoziationen ausgebildet worden.

In dieser Beziehung ist vor allem an die rechte Hemisphäre zu denken. An und für sich ist es ja sehr gut möglich, daß diese selbst unter völlig normalen Verhältnissen bei der Entfaltung unserer Sprachvorstellungen eine, vielleicht gar nicht unbedeutende Rolle spielt, obgleich nur Läsionen innerhalb der linken Hemisphäre so nachdrückliche Störungen hervorrufen, daß sie sich deutlich zu erkennen geben. Wenn dem so ist, ist es nicht schwer zu verstehen, daß die schon von vornherein vorbereitete rechte Hemisphäre die durch die Erkrankung verloren gegangenen Leistungen der linken ohne großen Zeitverlust zum Teil wenigstens übernehmen kann.

Zum Schluß muß erwähnt werden, daß Fälle vorkommen, wo umfangreiche Läsionen innerhalb der Sprachregion ganz ohne Störungen der Sprache verlaufen, sowie daß der Grad und die Dauer der Störungen, wo sie vorhanden sind, lange nicht immer in direkter Proportion zu dem Umfang der stattgefundenen Zerstörung stehen. Eine nähere Erörterung dieser Erscheinungen verbietet uns der Raum; ohne weitere Auslegung folgt jedenfalls aus ihnen, wie dürftig unsere wirklichen Kenntnisse der bei den Sprachleistungen im Gehirn vor sich gehenden Prozesse im großen und ganzen noch sind.

Wenn die infolge einer Gehirnerkrankung auftretenden Sprachstörungen einigermaßen erheblich sind, müssen natürlich auch die geistigen Verrichtungen in einem gewissen größeren oder geringeren Grade gestört werden. Auch hierbei werden aber die Störungen hinsichtlich ihres Umfanges und ihrer Dauer von der Lage und dem Umfang der Läsion sowie von der Art bedingt, wie das betreffende Individuum die einzelnen Glieder des Sprachmechanismus bei seinen Sprachvorstellungen benutzt.

Bei Individuen, welche, wie dies in der Regel der Fall ist, bei ihren Sprachvorstellungen in erster Linie von den Klangbildern der Worte beeinflußt werden, muß also die Worttaubheit erheblichere Störungen der Intelligenz hervorrufen als bei Individuen, die bei ihren Sprachvorstellungen die Erinnerungsbilder des gedruckten oder geschriebenen Wortes hauptsächlich benutzen.

Nahe den Sprachvorstellungen stehen die musikalischen, welche indes nicht mit jenen direkt zusammengeschlagen werden dürfen. Die Musik bildet eine eigene Sprache, deren feinste Nüancen nur verhältnismäßig wenigen bevorzugten Individuen zugänglich sind. Die klinischen Erfahrungen der letzten Jahre haben ergeben, daß in bezug auf die musikalischen Vorstellungen durch Hirnerkrankungen ganz die entsprechenden Störungen als betreffend die Sprachvorstellungen auftreten, und zwar zeigen diese Störungen — Verlust des Singvermögens (vokale motorische Amusie), Notenblindheit, Verlust der Fähigkeit, Noten zu schreiben (musikalische Agraphie), Tontaubheit —, welche als Amusie (musikalische Aphasie) zusammengefaßt werden, einen gewissen Grad von klinischer Selbständigkeit sowohl in ihrem Verhältnis zueinander, wie auch in ihrem Verhalten zur Aphasie, indem Amusie ohne Aphasie, und Aphasie ohne Amusie vorhanden sein kann. Es ist wahrscheinlich, daß wenigstens gewisse unter den besonderen klinischen Amusieformen auch eine anatomische Selbständigkeit besitzen, sowie daß sie in der Nähe derjenigen Stellen lokalisiert sind, wo man die entsprechenden Aphasieformen als lokalisiert ansieht. Für eine besondere Form von Amusie, die Tontaubheit, welche durch Verlust der Fähigkeit charakterisiert ist, musikalische Klänge als solche zu erkennen, scheint die Lokalisation in der I. oder I. und II. Windung

des linken Schläfenlappens vor der Stelle, deren Verletzung Worttaubheit hervorruft, sehr wahrscheinlich zu sein (Edgren).

Auch gewisse Störungen der Bewegungen des täglichen Lebens sind in diesem Zusammenhang zu erwähnen. Es kommt vor, daß die mit der Hand auszuführenden Ausdrucksbewegungen, die Nahrungsaufnahme, die bei professioneller Arbeit notwendigen, verwickelteren Handlungen, d. h. kurz Bewegungen, bei denen Zweck und Gedankenausdruck die Grundlage bilden, weder von sich aus, noch nachahmend ausgeführt werden können (Apraxie). Hierbei sind Atmung, Kauen, Schluckbewegungen, Lokomotionsbewegungen usw. sowie die Sinnestätigkeit völlig ungestört, und auch die Intelligenz kann vollständig normal sein. Es handelt sich also hier um eine Herabsetzung der Fähigkeit, bestimmte Handlungen zu konzipieren oder zu realisieren, und ganz wie bei den aphasischen Störungen können hier mehrere verschiedene Formen unterschieden werden, je nachdem der eine oder andere der hier beteiligten Mechanismen in seiner Tätigkeit gelitten hat. Eine nähere Erörterung dieser verschiedenen Formen, wie auch der spärlichen Erfahrungen über die Lokalisation der entsprechenden Läsionen muß indessen hier unterbleiben.

§ 3. Die Assoziationszentren Flechsigs.

Nur etwa ein Drittel der Gesamtoberfläche des Großhirns steht in direkter Verbindung mit Leitungen, welche Sinneseindrücke zum Bewußtsein bringen und Bewegungsmechanismen sowie zentrifugale Nerven überhaupt anregen. Die übrigen Teile der Großhirnrinde haben mit zentripetalen und zentrifugalen Leitungen ähnlicher Art nichts oder wenig zu tun, wie sowohl aus der anatomischen Zergliederung des Gehirns als auch daraus hervorgeht, daß, mit Ausnahme des Geschmackssinnes, die Rindenfelder der zentripetalen und der zentrifugalen Nerven im großen und ganzen uns bekannt sind.

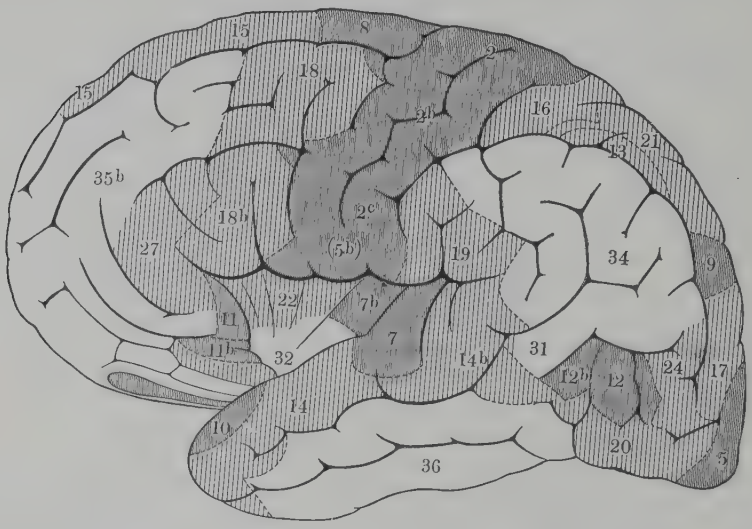
Die Teile der Großhirnrinde, innerhalb welcher, wie Brodmann nachgewiesen hat, eine große Zahl differenter Strukturfelder vorkommen, dienen, wie schon die Überlegungen in den vorhergehenden Paragraphen ergeben haben, zur assoziativen Verbindung von den durch die Sinnesnerven zugeführten zentripetalen Erregungen und zur Auslösung der im Anschluß daran auftretenden zentrifugalen Impulse, sowie auch zu der Verarbeitung der Wahrnehmungen zu höheren psycho-physischen Komplexen, kurz zur Entfaltung unserer eigentlich geistigen Tätigkeit. Wir werden sie als Assoziationszentren bezeichnen.

Diese Auffassung ist in neuerer Zeit vor allem von Flechsig vertreten, der sie wesentlich auf Grund eingehender Untersuchungen über die Markscheidenbildung verschiedener Fasersysteme im Gehirn entwickelt hat. Gegen die von ihm mitgeteilten Tatsachen wie auch gegen seine allgemeinen Anschauungen über den physiologischen Mechanismus des Großhirns sind allerdings von mehreren Autoren Bedenklichkeiten ausgesprochen worden. Es scheint mir indessen, daß er der Hauptsache nach das Richtige getroffen hat, weshalb es angezeigt ist, seine Ausführungen hier etwas näher darzulegen.

a. Anatomisches.

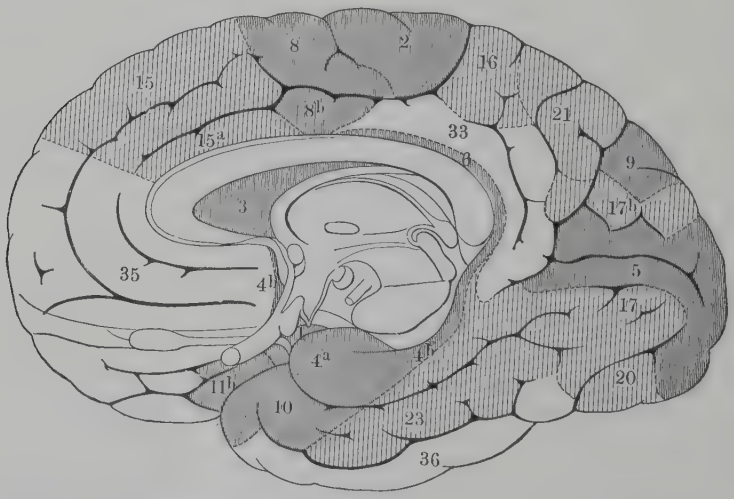
Die Markbildung ist in einzelnen Windungen zu einer Zeit beinahe abgeschlossen, wenn sie in anderen noch nicht begonnen, in noch anderen nur eine gewisse mittlere

Höhe erreicht hat. Es differenzieren sich also die Windungen auf gewissen Altersstufen in markreiche, markarme und marklose Gebiete, welche durchaus gesetzmäßige Bildungen



Figur 195. Die myelogenetischen Felder des menschlichen Gehirns von außen, nach Flechsig.

darstellen und bei allen annähernd gleichalten Individuen in wesentlich gleicher Lage und Ausdehnung wiederkehren. Die Zahl dieser „myelogenetischen" Rindenfelder ist



Figur 196. Die myelogenetischen Felder des menschlichen Gehirns von innen, nach Flechsig.

nach Flechsig 36; sie werden von ihm durch Zahlen entsprechend ihrem zeitlichen Auftreten bezeichnet und in drei chronologische Gruppen geteilt.

Primordialgebiete heißen diejenigen Felder, welche bis zur reifen Geburt überwiegend markhaltig sind — hierher gehören Nr. 1—12 (s. Figg. 195, 196). Anatomisch sind sie vor allem durch ihren großen Reichtum an Leitungen von und nach sub-

kortikalen Zentren (Projektionsfasern) ausgezeichnet. Diese Felder umfassen, wie aus einem Vergleich zwischen den Figuren 192, 193 (II, S. 431) einerseits und den Figuren 195, 196 andererseits hervorgeht, die Eintrittsstellen sämtlicher Sinnesleitungen in die Rinde sowie die von der Rinde ausgehenden motorischen Leitungen.

Die zweite Gruppe der Rindenfelder umfaßt die Intermediärgebiete (Nr. 13 bis 28), in welchen die Markbildung innerhalb des ersten Monats nach der Geburt beginnt; zu der dritten Gruppe, den Terminalgebieten, gehören diejenigen Rindenfelder, deren Markbildung erst nach Ablauf des ersten Lebensmonats anfängt (Nr. 29 bis 36). In diesen sowie in den meisten Intermediärgebieten treten die Projektionsfasern an Menge zurück im Vergleich zu den Primordialgebieten; einzelne Projektionsfasern lassen sich ja in diesen Gebieten nachweisen, sie verschwinden aber gegenüber anderartigen Leitungen fast vollständig.

Wie in bezug auf die Projektionsfasern unterscheiden sich die Felder auch in bezug auf die (langen) Assoziationssysteme in auffälliger Weise. Die Terminalgebiete sind am reichsten daran, sie stellen die Knotenpunkte der langen Assoziationssysteme dar. Dagegen läßt sich kein langes Assoziationssystem nachweisen, welches zwei als Sinneszentren aufzufassende Primordialgebiete verbände. Sollen ein Gesichts- und ein Gehöreindruck sich irgendwo in der Großhirnrinde begegnen, so kann dies nur durch Vermittlung von Intermediär- und Terminalgebieten geschehen.

Diese bilden also die Assoziationszentren. Auf jeder Hemisphäre umfassen dieselben drei verschiedene Regionen, nämlich eine frontale oder vordere, eine insulare oder mittlere, und eine parieto-occipito-temporale oder hintere Region. Geistig völlig gleichwertig sind diese Zentren keinesfalls. Bringt doch schon ihre verschiedene relative Lage zu den einzelnen Sinnessphären Besonderheiten mit sich, indem das hintere Assoziationszentrum sich zwischen Seh-, Hör- und Tastsphäre einschiebt, während das vordere zwischen Tast- und Riech- (wahrscheinlich auch Schmeck-) Sphäre, das mittlere zwischen Hör-, Riech- und Tastsphäre eingeschaltet ist.

Das vordere Zentrum wird durch die vordere Hälfte der I. und den größten Teil der II. Stirnwindung gebildet; von der Basis des Stirnlappens gehört insbesondere der G. rectus dazu. Das mittlere Zentrum deckt sich mit der Insula. Das hintere Zentrum umfaßt den Praecuneus, die Scheitelwindungen, Teile des G. lingualis, den G. fusiformis, die II. und III. Schläfenwindung, die vorderen Abschnitte aller drei Okzipitalwindungen (vgl. Figg. 192, 193).

b. Das vordere Assoziationszentrum.

Schon die Beobachtungen an Tieren haben ergeben, daß die Exstirpation der Stirnlappen bemerkenswerte Störungen der Intelligenz und des Charakters bewirkt. Nach der Wegnahme des vordersten Teiles des Gehirns bekommen Hunde einen reizbaren, aufgeregten Charakter. Harmlose, gutmütige Tiere können äußerst bösartig und wütend werden, ja es kommt vor, daß sich die vorher zahmen Tiere nach der Operation selbst die Berührung durch den Menschen nicht gefallen lassen und gewalttätig und rauflustig werden können, wenn sie vorher umgänglich, zutraulich und friedlich waren. Die Bewegungen eines solchen Tieres sind sehr ungeschickt, es kann einen zugeworfenen Knochen nicht festhalten, seine ganze Körperhaltung ist unsicher, es stolpert leicht und gleitet auf schlüpfrigem Boden leicht aus usw. (Goltz).

An Affen hat Bianchi dementsprechend bemerkt, daß nach doppelseitiger Entfernung des Stirnlappens der Charakter der Tiere sich verschlechtert und die geistige Tätigkeit wesentlich herabgesetzt ist.

Dagegen konnte Franz an Katzen und Affen, wo die Frontalwindungen durch einen Schnitt vom übrigen Teil des Gehirns getrennt, aber nicht entfernt waren, keine Veränderungen im allgemeinen Charakter des Tieres nachweisen. Andererseits stellte es sich heraus, daß Fertigkeiten, die vor kurzem erworben waren, ganz verloren gingen; sie konnten indessen etwa in derselben Weise wie vor der Operation durch Übung wiedergewonnen werden. Die etwaige Shockwirkung läßt sich dadurch ausschließen, daß Operationen entsprechenden Umfanges an anderen Teilen des Großhirns von keinen derartigen Störungen begleitet wurden.

Auch beim Menschen hat man nach Läsionen der Frontalwindungen in einigen Fällen Störungen des Charakters beobachtet. Kranke, die früher gutmütige und ordentliche Leute waren, sind nun launisch, ungeduldig, eigensinnig, dabei aber veränderlich und wankelmütig. Irgendwelche sensible oder motorische Störung läßt sich dabei nicht nachweisen (Welt).

Flechsig hat von den Störungen, welche nach ausgedehnter Läsion des frontalen Assoziationszentrums beim Menschen auftreten, folgende Schilderung gegeben, ohne indessen detaillierte Krankengeschichten und Sektionsprotokolle mitzuteilen. Der Kranke setzt bald jede beliebige, in Wirklichkeit dem „Nicht-Ich“ zuzurechnende Vorstellung zu seinem Ich in Beziehung (so daß er sich alle denkbaren Würden, Besitztümer usw. zuschreibt), bald fehlt die assoziative Verknüpfung äußerer Wahrnehmungen mit der Vorstellung der eigenen Person oder umgekehrt des Persönlichkeitsbewußtseins mit den äußeren Eindrücken, so daß der Kranke sich vergißt oder die Umgebung nicht beachtet. Es braucht hier durchaus nicht Verworrenheit im strengeren Sinne zu bestehen. Der über zahlreiche Ideen verfügende Kranke spricht, falls er nicht durch einen starken Affekt beeinflußt wird, geordnet, vermag aber vielfach Wahres und Falsches, Erdachtes und Erlebtes, Mögliches und Unmögliches nicht zu unterscheiden, und neben diesem Defekt der logischen Gefühle geht eine Abnahme der ethischen und ästhetischen Urteilsfähigkeit einher, welche ihn Handlungen begehen läßt, die mit seinem früheren Charakter in unversöhnlichem Widerspruch stehen. Es fehlt dem Kranken also, auch wenn er sich nicht im Affekt befindet, die Besonnenheit; er verliert dieselbe aber in um so größerem Maße, je mehr sich Triebe und lebhafte Gefühle in ihm regen, z. B. der Geschlechtstrieb oder Ärger, Zorn und dergleichen mehr, welch letztere, sobald sie einmal entstanden sind, lawinenartig anwachsen. So ergeben sich Zustände, wo die Selbstbeherrschung verloren gegangen ist und in den Handlungen nur die Logik der Triebe herrscht. Die affektiven Ideenverbindungen überwuchern, bzw. verdrängen die logischen, der Kranke folgt jeder momentanen Triebregung und befriedigt sie ohne Rücksicht auf Sitte und guten Geschmack. Schließlich tritt Blödsinn ein mit Verlust der Persönlichkeitsvorstellung.

c. Das hintere Assoziationszentrum.

Bei Hunden, an welchen die beiden Hinterhauptlappen exstirpiert worden waren, beobachtete Goltz folgendes. Das Tier hat ungestörte Tastempfindung, vermag nicht bloß alle Muskeln seines Körpers willkürlich zu bewegen, sondern diese Bewegungen erfolgen mit annähernd demselben Geschick wie bei normalen Tieren, es zeigt keine bemerkenswerten Störungen beim Fressen und versteht, Knochen mit den Pfoten festzuhalten.

War das Tier vor der Operation gewalttätig, so wird es nach Wegnahme der Hinterhauptlappen gutmütigen Charakters. Es ist jetzt frei von jeder Aufgeregtheit. In Haltung und Bewegungen erscheint es ruhig, bedächtig und gelassen.

Es leidet aber an einer hochgradigen allgemeinen Wahrnehmungsschwäche. Seine Intelligenz ist tief gesunken.

Beim Menschen hat man nach Läsionen innerhalb des hinteren Assoziationszentrums außer der schon oben besprochenen, bei linksseitiger Zerstörung des Gyrus angularis erscheinenden Alexie (vgl. II, S. 444) auch andere Störungen beobachtet, welche sich in erster Linie als eine mehr oder weniger bedeutende Abnahme des Vermögens, die Gesichtseindrücke zu verwerten, geltend macht. Man faßt seit H. Munk diese Störungen, welchen Umfanges sie auch sind, als Seelenblindheit zusammen.

Die typische Seelenblindheit beim Menschen wird von v. Monakow in folgender Weise charakterisiert. Der seelenblinde Mensch hat Lichtempfindungen und Lichteindrücke, aber er erkennt die Objekte seiner Umgebung nicht mehr. Nicht etwa deshalb, weil seine optischen Erinnerungsbilder verloren gegangen sind, sondern weil die zum Verständnis des Gesehenen notwendigen Assoziationen nicht mehr möglich sind. Die optischen Erinnerungsbilder sind mitunter noch da, aber sie können durch Netzhauterregungen nicht mehr ausgelöst werden, obgleich sie durch andere Sinne und spontan geweckt werden können. Die Kranken können mitunter noch verschiedenfarbige Wollproben unterscheiden, allein die richtige Bezeichnung mit Worten für die Farben wird nicht gefunden. Auch ist das Gedächtnis für Farben beträchtlich gestört. Solche Kranke können sich nicht vorstellen, wie die Farbe des Himmels, des Blutes, der Blätter usw. beschaffen ist.

Das Erinnerungsvermögen für optische Eindrücke kann sich recht verschieden verhalten, erscheint aber, soweit es sich um neue Eindrücke handelt, in der Regel beträchtlich gestört. Die Kranken sind nicht imstande, die Formen der Gegenstände, die ihnen kurz vorher vorgelegt wurden, zu beschreiben, während sie noch eine ganz gute Vorstellung von den Gegenständen des täglichen Lebens (Messer, Uhr usw.) im allgemeinen haben und sie auch schildern können. Sie können sich allerdings neue optische Vorstellungen aneignen, dies erfolgt aber viel schwieriger als früher. Mitunter wird aber auch das Gedächtnis sowohl für neuere, als auch für ältere optische Eindrücke beeinträchtigt, und die Kranken sind dann außerstande, altbekannte Gebäude und Straßen der Stadt zu beschreiben oder anzugeben, auf welchem Wege man von einem Punkte der Stadt zu einem anderen gelangen kann. Bei schweren Formen der Seelenblindheit erscheinen alle Objekte und Personen dem Kranken fremd und werden auch in ihrer allgemeinen Bedeutung nicht erkannt.

Was aber der optische Eindruck nicht allein vermag, das vermag er in Verbindung mit anderen, z. B. akustischen Eindrücken. So, wenn der Kranke seine eigene Tochter nicht erkennt, genügt der einfache Hinweis, daß es ja die Tochter sei, um dem Kranken den fremden Eindruck in einen bekannten zu verwandeln.

Es kommt auch vor, daß der Kranke einen ihm gezeigten Gegenstand nicht benennen kann, dies aber leistet, wenn er den Tastsinn zur Hilfe nehmen darf.

Die Seelenblindheit tritt dann hervor, wenn die Läsion in das Mark des Hinterhauptlappens übergreift, und wird aller Wahrscheinlichkeit nach durch Unterbrechungen der Assoziationsbahnen und Beschädigung von Assoziationsfeldern verursacht. Der Seelenblindheit liegt keine konstante Lokalisation zugrunde; sie kann durch verschieden liegende Herde erzeugt werden, von denen aber stets einer im Hinterhauptlappen seinen Sitz haben muß. In weitaus der Mehrzahl der bisher beobachteten Fälle lagen die Herde in beiden Hinterhauptlappen. Nach nur rechtsseitiger Erkrankung soll bisher Seelenblindheit noch nicht beobachtet worden sein.

Sprechen somit die Erscheinungen der Seelenblindheit ganz unzweifelhaft dafür, daß der Hinterhauptlappen für die geistige Verwertung der optischen Eindrücke eine maßgebende Rolle spielt, so lehren uns andererseits die Erfahrungen über ausgedehntere Läsionen des hinteren Assoziationszentrums im Sinne Flechsigs, daß noch größere geistige Störungen durch Ausfall seiner Funktion hervorgerufen werden.

Bei umfangreicheren Erkrankungen des hinteren großen Assoziationszentrums macht sich als erstes Symptom die Inkohärenz der Vorstellungen, die primär-intellektuelle Verworrenheit geltend, welche völlig unabhängig von Affekten lediglich als Folge einer Zerstörung gewohnheitsmäßiger assoziativer Verknüpfung äußerer Sinneseindrücke in die Erscheinung tritt. Manche dieser Kranken geben keinerlei Zeichen einer Unklarheit über die eigene Person, lassen in ihrer Führung noch nichts von Unbesonnenheit, nichts von tiefer Perversität des Fühlens und des Wollens erkennen — außer daß sie äußere Objekte nicht richtig erkennen und deshalb falsch gebrauchen, Personen verwechseln, räumlich und zeitlich desorientiert sind. Die Erinnerungsbilder äußerer Vorgänge sind zerstört, das anschauliche Verstehen der Außenwelt, das in Worte faßbare Wissen von derselben, die erfahrungsmäßige Interpretation äußerer Eindrücke ist vernichtet. Der Kranke ist ideenarm geworden, es fällt ihm eventuell gar nichts mehr ein, weder Richtiges noch Falsches — er ist blödsinnig.

d. Schlußübersicht.

Bei den komplizierteren geistigen Leistungen wirken wohl alle Assoziations- und Sinneszentren zusammen, da sie untereinander durch zahllose Nervenfasern verbunden sind, und daraus resultiert die Einheitlichkeit der Großhirnleistungen.

Über den hierbei stattfindenden Mechanismus hat Flechsig Anschauungen entwickelt, welche ich hier in kurzem Auszug mitteile, weil sie unter den an die moderne Gehirnforschung geknüpften psychologischen Überlegungen ohne Zweifel die erste Stelle einnehmen.

Da mit Zerstörung insbesondere der Assoziationszentren regelmäßig das Gedächtnis in großer Ausdehnung leidet, haben wir in ihnen zweifellos einen großen Teil der nervösen Elemente zu suchen, an welche die Erinnerungsfähigkeit für Sinneseindrücke gebunden ist. Die wesentliche Rolle spielen hierbei die Ganglienzellen, weil nur diese, so weit sich unsere Erfahrung bis jetzt erstreckt, fähig sind, Reize aufzuspeichern und sich mit Spannkräften zu laden. Bezüglich der Zahl der bei einer psychischen Tätigkeit gleichzeitig in Wirksamkeit tretenden nervösen Elemente wissen wir nichts; von vornherein können wir nur sagen, daß diese Zahl auch bei den einfachsten bewußten Akten sehr groß sein muß.

Was wir aber mit Sicherheit wissen, ist, daß die in die Hirnelemente niedergelegten Gedächtnisspuren (Erinnerungsbilder) untereinander in mehr oder weniger festen Beziehungen stehen; das Gedächtnis ist organisch gegliedert schon vermöge der Gliederung seiner physischen Grundlage in unzählige wohlgesonderte Einzelstücke, und die Gedächtnisspuren selbst sind nur Besonderheiten in deren Organisation.

Von besonderem Interesse ist nun die Frage nach den physischen Kräften, welche die Gedächtnisspuren wieder zu Vorstellungen, zu Bewußtseinserscheinungen werden lassen. Gemeinhin legt man hier den Sinneseindrücken, den Eindrücken der Außenwelt die größte Bedeutung bei, und tatsächlich wecken diese ja im wachen Zustande ununterbrochen Gedächtnisspuren.

Hierzu kommt aber noch ein zweiter wichtiger Faktor. Lebhaft die Phantasie oder das Nachdenken erregend wirken äußere Eindrücke besonders dann, wenn sie gewisse Gefühle und hiermit Triebe auslösen. Was reizt, gefällt nicht nur, sondern setzt auch die Vorstellungen in lebhaftere Bewegung. Aber auch direkt von innen heraus wirken Geschlechtstrieb, Hunger, Durst, Angst und viele andere körperliche Gefühle weckend auf die ihnen genehmen, inhaltsverwandten Vorstellungen. Hier tritt uns also ein zweiter, unsere Vorstellungen ordnender Faktor entgegen, ein Faktor, auf welchem zweifellos ein ganz wesentlicher und keineswegs nur der schlechteste Teil von Kunst und Poesie beruht, die körperlichen Gefühle und Stimmungen — die eigentlichen Grundkräfte der Phantasie.

Die Sinne erscheinen zunächst nur als untergeordnete Gehilfen der körperlichen Triebe, welche für die Gefühle im voraus Ausdrucksmaterial herbeischleppen. Aber von der Sorgfalt ihrer vorbereitenden Arbeit, von ihrem scharfen Erfassen des Wirklichen hängt doch zu gutem Teil die künstlerische Vollkommenheit der Phantasiegebilde ab; und die Phantasie arbeitet um so einheitlicher, je sorgfältiger das sinnliche Material von vornherein mit klaren, scharfen Gefühlsmarken versehen und so nach Gefühlskategorien geordnet wird.

Aber auch bei den großartigsten Bauten der Phantasie handelt es sich zum Teil um einfache mechanische Vorgänge. Sind doch auch hierbei wieder Leitungsbahnen beteiligt, Nervenfasern, welche die Mechanismen zunächst der körperlichen Gefühle mit den Zentralwerkstätten des organisierten Gedächtnisses, den Assoziationszentren in Verbindung setzen. Indem auch die Nerven, welche die sinnlichen Triebe im Bewußtsein repräsentieren, bis zur Hirnrinde vordringen und in die Sinneszentren eintreten, treffen hier Nervenbahnen, welche uns die Schätze und Reize der Außenwelt zeigen, zusammen mit jenen, welche die im Körperinnern entstehenden Bedürfnisse in Form von Begierden zum Bewußtsein bringen. Beide ohne Unterschied regen von diesen ihren höchsten Angriffspunkten aus die Tätigkeit einesteils von Bewegungsapparaten, anderenteils der geistigen Zentren an.

Die Leitungen zwischen den Zentren der Triebnerven und den geistigen Gebieten der Großhirnrinde sind indes nicht bloß dazu berufen, die Sinnlichkeit in Vorstellungen zu kleiden, zu idealisieren, nicht nur um ihre Befriedigung zu erleichtern durch Wahrnehmung der hierzu geeigneten Objekte; sondern indem die körperlichen Triebe die Rinde erregen, beginnt auf assoziativem Wege unter Teilnahme der äußeren Sinne auch jener Wechsel, jenes Arbeiten der Vorstellungen, welches uns das Selbstbewußt-

sein als Kampf der Sinnlichkeit mit der Vernunft wahrnehmen läßt. Neben treibenden Vorstellungen treten solche auf, an welche hemmende Gefühle geknüpft sind — und so erlangt die Auslösung von Erinnerungsbildern durch die körperlichen Triebe auch eine eminent sittliche Bedeutung. Deshalb werden mit Notwendigkeit die Triebe aller idealen Charaktere entkleidet, darum fällt jeder Kampf zwischen den sinnlichen und den an Ideen gebundenen sittlichen Gefühlen weg, wenn die Kraft der geistigen Zentren erlahmt, wenn ihr geistiger Inhalt schwindet. Die Beherrschung der Affekte erfordert ein kraftvolles Großhirn — vielleicht in erster Linie Gesundheit des frontalen Assoziationszentrums.

Bei der durch das Großhirn ausgeübten Beherrschung der niederen Triebe kommt noch ein rein mechanischer Faktor in Betracht. Die körperlichen Triebe gehören, soweit sie nicht auf automatischen Erregungen zentraler Nervenzellen beruhen, ihrem Wesen nach zur Kategorie der reflektorischen Vorgänge, und wie alle anderen Reflexe werden auch sie vom Großhirn stetig gedämpft. Mit zunehmender Gehirnschwäche läßt auch diese mechanische Hemmung nach, und der körperliche Reiz gewinnt nun schon deshalb eine ausgedehntere Herrschaft über die geistigen Zentren.

Durch die Erforschung der materiellen Bedingungen der Geistestätigkeit tritt die Medizin in unmittelbare Beziehung zu den moralischen Wissenschaften, und es ist wohl denkbar, daß, nachdem sie einmal das Problem erfaßt hat, sie unaufhaltsam bis in die vorderste Reihe der Mächte vordringen wird, welche die sittliche Hebung des Menschengeschlechtes sich zur Hauptaufgabe gemacht haben. Hierbei wird die Forschung nicht wie die Aufklärungsphilosophie des 18. Jahrhunderts von instinktivem Haß gegen das Dogma von der Immaterialität der Seele geleitet; denn dieses hindert uns keineswegs, von der körperlichen Seite her die sittliche Hebung der Menschheit in Angriff zu nehmen — was wir verlangen müssen, ist lediglich die Anerkennung, daß die Kraft des Geistes auch nach der sittlichen Richtung hin in weiterem Maße vom Körper abhängig ist.

Eine allgemeine Aufklärung über die Hygiene des Gehirnlebens ist also in höchstem Grade notwendig, und noch vieles muß geschehen, wenn es gelingen soll, wenigstens für kommende Geschlechter die natürlichen Grundlagen sittlichen Fühlens zu stärken und zu festigen. Freilich aber setzt alles erfolgreiche Handeln eine Gesellschaftsordnung voraus, welche gestattet, die blinden Triebe der moralisch und intellektuell Minderwertigen der tieferen Einsicht und dem besseren Wollen einer geistig-sittlichen Aristokratie zu unterwerfen.

Aber keineswegs nur unmittelbar praktische Ziele läßt die mechanische Betrachtung der Seelenerscheinungen erblicken; wie von vornherein eine der edelsten Seiten unseres Wesens, der mit den geistigen Zentren des Gehirns dem Menschengeschlecht verliehene Erkenntnistrieb sich verkörpert in dem Drang, die natürliche Ordnung der Dinge auch im Reiche des Geistes zu erfassen, so führen die wirklichen Fortschritte des Wissens auch auf diesem Gebiete der Naturforschung mit der zwingenden Notwendigkeit eines Naturgesetzes in letzter Linie nur zu einer idealen Weltanschauung. Je mehr sich unserem begreifenden Verstand die ganze Größe des in der beseelten Schöpfung verwirklichten Könnens enthüllt, um so klarer fühlen wir, daß hinter der Welt der Erscheinungen Mächte walten, gegen welche menschliches Wissen kaum noch auf den Namen eines „Gleichnisses“ Anspruch machen darf.

§ 4. Der zeitliche Verlauf der psycho-physischen Prozesse.

Es erübrigt noch, die Erfahrungen über den zeitlichen Verlauf der psycho-physischen Prozesse kurz zusammenzustellen.

Den Ausgangspunkt aller hierhergehörigen Untersuchungen bildet die Frage, welche Zeit verstreicht, bis man auf einen gewissen äußeren Reiz durch eine bestimmte willkürliche Bewegung reagiert (die einfache Reaktionszeit). Daß hierzu eine gewisse Zeit nötig ist, leuchtet ohne weiteres ein, wenn wir uns daran erinnern, daß schon die Fortpflanzung der Erregung in den hierbei tätigen zentripetalen und zentrifugalen Leitungsbahnen eine gewisse Zeit erfordert (vgl. II, S. 10). In dem betreffenden Prozeß sind aber auch psycho-physische Faktoren enthalten, nämlich die Wahrnehmung des äußeren Eindruckes und die Abgabe des motorischen Impulses. Hierdurch gewinnen diese Bestimmungen ein besonderes Interesse, indem sie uns Aufschlüsse darüber geben, inwiefern auch die psychophysischen Prozesse eine meßbare Zeit erfordern oder nicht.

Versuche in dieser Richtung werden im allgemeinen in der Weise ausgeführt, daß im Augenblick der Reizung der Strom zu einem auf eine Registrierfläche schreibenden elektrischen Signal geschlossen und dann von dem Versuchsindividuum, nachdem es die Reizung wahrgenommen hat, geöffnet wird. Wenn es z. B. gilt, die Reaktionszeit für einen Gehöreindruck festzustellen, so schaltet man in die elektrische Leitung 1. das Signal, 2. einen Taster für das Versuchsindividuum, 3. einen Taster, durch welchen der Strom vom Dirigenten des Versuches geschlossen wird, 4. ein elektrisches Klingelwerk ein. In demselben Moment, wo der Dirigent seinen Taster schließt, klingelt die Glocke, und das Signal schreibt den Augenblick der Reizung. Nachdem das Versuchsindividuum diese wahrgenommen hat, drückt er seinen Taster herab, der Strom wird unterbrochen, und die Schreibspitze des Signals geht in ihre frühere Lage zurück.

Die einfachen Reaktionszeiten variieren im allgemeinen zwischen etwa 0.11 und 0.55 Sekunde und sind also an sich ziemlich lang; sowohl bei den verschiedenen Sinnen als bei verschiedenen Versuchsindividuen sind die Variationen sehr beträchtlich.

Auch wenn man eine Reihe solcher Versuche an einem und demselben Sinn bei unveränderter Reizstärke an derselben Versuchsperson ausführt, findet man sehr erhebliche Variationen, welche unmöglich von Variationen in der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den hierbei beteiligten Nerven bedingt sein können und also von Variationen in der Zeitdauer der psychophysischen Prozesse herrühren müssen. Diese Variationen können übrigens auch subjektiv wahrgenommen werden, und man kann mit einer Genauigkeit von etwa 0.05—0.06 Sekunde subjektiv entscheiden, ob eine vorhandene Reaktion länger oder kürzer als eine vorhergehende gedauert hat. Da die Fortpflanzung der sensiblen Erregung, bis sie die bewußte Empfindung auslöst, sowie die des Willensimpulses, nachdem er einmal abgegeben ist, völlig unbewußte Vorgänge darstellen, so folgt, daß die subjektiv geschätzte Zeit die Dauer zwischen Wahrnehmung und Abgabe des Willensimpulses umfaßt.

Über die Dauer der Reaktionszeit bei verschiedenen Sinnen gibt uns folgende Tabelle eine Vorstellung.

Autor	Gesichtssinn	Gehörsinn	Elektrische Hautreizung
Hirsch	0.200	0.149	0.182
Hankel	0.206	0.151	0.155
Donders	0.188	0.180	0.154
v. Wittich	0.186	0.182	0.130
Wundt	0.222	0.167	0.201
v. Kries	0.193	0.120	0.117
Auerbach	0.191	0.122	0.146
Buccola	0.168	0.115	0.141

Für den Geschmackssinn hat v. Vintschgau für Kochsalz, Zucker und Chinin folgende Reaktionszeiten gefunden: Zungenspitze bzw. 0.597, 0.752, 0.993, Zungenbasis bzw. 0.543, 0.552, 0.502 Sekunde. Die Reaktionszeit bei verschiedenen Gerüchen (Pfefferminzöl, Rosenöl und Bergamottöl) schwankt nach Moldenhauer zwischen 0.199 und 0.374 Sekunde.

Daß verschiedene Autoren für die Dauer der Rektionszeit bei einem und demselben Sinn ziemlich verschiedene Werte gefunden haben, ist aus dem schon Ausgeführten leicht zu verstehen, denn die Individualität der Reagierenden muß hierbei einen sehr bedeutenden Einfluß ausüben.

Betreffend die Differenzen der Reaktionszeiten für verschiedene Sinne bei einem und demselben Versuchsindividuum ist folgendes zu bemerken. Bei der Geruchs- und Geschmacksreizung muß es in den meisten Fällen eine gewisse Zeit dauern, bis die riechenden bzw. schmeckenden Stoffe mit den von Schleim überzogenen Endapparaten der betreffenden Nerven in Berührung kommen, während eine Tast-, Gehör- oder Gesichtsreizung ohne merkbaren Zeitverlust auf das entsprechende periphere Sinnesorgan einwirkt. Bei den erstgenannten Sinnen muß daher die Reaktionszeit länger als bei den übrigen sein.

Die Differenzen, welche sich auch bei den letzterwähnten Sinnen vorfinden, sind, wie Wundt bemerkt, wahrscheinlich von der verschiedenen Stärke der benutzten Reize abhängig. Wenn man nämlich bei einem und demselben Sinn die Reaktionszeit für verschieden starke Reize bestimmt, so wird die Reaktionszeit immer kürzer, je stärker — bis zu einer gewissen Grenze — der Reiz ist. Nun ist man allerdings im allgemeinen nicht imstande, die Stärke einer gewissen Gehör- und einer gewissen Gesichtsreizung untereinander zu vergleichen, denn sie können nicht mit demselben Maß gemessen werden. In der Nähe der Reizschwelle ist indes ein solcher Vergleich möglich, denn hier üben die Reize auf beide Sinnesorgane ganz dieselbe, eben merkbare Wirkung aus. Bei solchen niedrigen Reizwerten fand Wundt in der Tat, daß die Reaktionszeiten für Gesichts-, Gehör- und Tasteindrücke ganz gleich waren, nämlich bzw. 0.331, 0.337, 0.327 Sekunde. Die verschieden lange Reaktionszeit bei den verschiedenen Sinnen ist daher aller Wahrscheinlichkeit nach davon bedingt, daß die bei den hierhergehörigen Versuchen benutzten Gehörreize im allgemeinen stärker als die optischen und die Hautreize waren.

Zu einem entsprechenden Resultate kommt man auch, wenn man bei gleicher Reizstärke verschieden empfindliche Stellen eines und desselben Sinnesorganes reizt: je empfindlicher die gereizte Stelle ist, um so kürzer ist die Reaktionszeit (vgl. z. B. oben die Zungenspitze und die Zungenbasis).

Die Reaktionszeit nimmt durch körperliche und geistige Ermüdung, sowie durch allerlei störende Einflüsse zu, durch Übung aber, und zwar in gewissen Fällen sehr erheblich ab. Dies alles gibt weitere Beweise dafür, daß die Länge der Reaktionszeit wesentlich von der Dauer der psycho-physischen Vorgänge bedingt ist, und zeigt außerdem, daß sie nicht als eine immer gleichgroße Konstante aufgefaßt werden darf.

Wenn man die Reaktionszeit in der Weise bestimmt, daß unmittelbar vorher ein Avertissement gegeben wird, so ist sie beträchtlich kürzer als sonst. Dies erklärt sich dadurch, daß in jenem Falle der Reagierende seine ganze Aufmerksamkeit auf das äußerste spannen kann, weshalb die Reaktion nach einiger Übung fast reflektorisch abläuft. Hier wird vor allem der Bewegungsvorgang erleichtert und die Reaktion daher als eine muskulare bezeichnet. Eine Reaktion, wo sich die Aufmerksamkeit in erster Linie auf das Erfassen des erwarteten Eindruckes bezieht, nennt man eine sensorische. Auch diese Reaktionsweise kommt bei Anwendung des Avertissements zum Vorschein. Ganz besonders stellt sie sich aber ein, wenn kein Avertissement vorher gegeben wird. Während des Wartens auf die Reizung erschlafft die Aufmerksamkeit mehr oder minder, und die Reizung braucht daher eine längere Zeit, um wahrgenommen zu werden. Die Differenzen können recht bedeutend sein, wie z. B. in folgendem Versuch von Wundt bei Gehörreizung: ohne Avertissement 0.253, mit Avertissement 0.076 Sekunde.

Auch durch verschiedene Nervengifte, wie Alkohol, Kaffee, Tee usw. wird die Reaktionszeit beeinflußt, und das Studium der hierdurch hervorgerufenen Veränderungen hat für die Kenntnis der Wirkung derartiger Substanzen auf das zentrale Nervensystem eine große Bedeutung.

Was wir bis jetzt über die Reaktionsdauer ausgeführt haben, gilt nicht mehr in dem Falle, wenn auf eine Reihe in bestimmten Intervallen nacheinander folgender Reize reagiert werden soll. Hier wiederholt nämlich der Reagierende gewissermaßen selbständig den Rhythmus der Reizung, und die Reaktionszeit sinkt also auf Null herab. Absolut genau kann diese zeitliche Übereinstimmung nicht werden: die Reaktion findet entweder im Augenblick der Reizung statt oder ein klein wenig später oder sogar ein klein wenig früher. Nach Martius betragen die Fehler etwa $\pm$ 0.01 bis 0.03 Sekunde.

Im täglichen Leben begegnen uns recht oft Erscheinungen dieser Art: der Tanz oder der Marsch nach Musik, das Zusammenspielen eines Orchesters unter der Leitung eines Dirigenten usw. sind ja nichts anderes. Auch die Markierung der Herztöne (vgl. I, S. 245) gehört hierher. — Dieses genaue und gleichzeitige Wiederholen eines gegebenen Rhythmus ist aber nur dann möglich, wenn derselbe vollständig gleichmäßig ist und also die Intervalle genau gleichlang sind. Trifft dies nicht zu, so ist es dem Reagierenden nicht möglich, die Variationen zu verfolgen, und dann kommt die gewöhnliche Reaktionszeit mit ins Spiel.

In diesem Zusammenhang sei auch erwähnt, daß bei bilateralen willkürlichen Bewegungen der gleichen Muskeln die zeitliche Differenz zwischen dem Beginn der Kontraktionen bei den Flexoren des Unterarmes und den Gastrocnemii etwa 0.005 sowie bei den Masseteren 0.003 Sekunde beträgt. Bei Rechtshändern fing die Zusammenziehung des rechten Muskels in 75 Proz. der Fälle zuerst an (Buytendyk).

Durch zweckmäßige Veränderungen der Versuchsmethodik können wir, wie dies Donders zuerst nachgewiesen hat, in die Frage über den zeitlichen

Verlauf der psycho-physischen Prozesse noch tiefer eindringen. Die hierbei anzuwendenden Methoden werden am einfachsten durch konkrete Beispiele erläutert.

Die Reizung trifft entweder den rechten oder den linken Fuß; im ersten Fall soll das Versuchsindividuum mit der rechten, im zweiten mit der linken Hand reagieren. Hier hat also der Reagierende nicht allein die Reizung wahrzunehmen, sondern muß auch bei derselben eine bestimmte Eigenschaft unterscheiden, sowie bei der Reaktion die Wahl zwischen zwei Bewegungen treffen. Im Mittel ist diese Zeit, nach Versuchen von DE JAAGER, 0.066 Sekunde länger als die einfache Reaktionszeit.

In dem zuletzt angeführten Falle war der Wahlakt verhältnismäßig leicht, weil es ja sehr nahe liegt, auf die Reizung des einen Fußes mit der gleichseitigen Hand zu reagieren. Wenn der Versuch aber so geordnet wird, daß entweder eine rote oder eine blaue Scheibe erscheint und das Versuchsindividuum mit der rechten Hand auf die rote und mit der linken Hand auf die blaue Scheibe zu reagieren hat, so wird die Zeit im Mittel 0.154 Sek. länger als die einfache Reaktionszeit. Die psycho-physischen Vorgänge sind in diesem Falle ganz derselben Art wie in dem ersteren; die größere Zeitdauer wird aber davon bedingt, daß kein näheres Verhältnis zwischen dem Sinneseindruck und der auszuführenden Bewegung sich vorfindet und daß also der Wahlakt erschwert wird.

Einfacher stellt sich die Sache, wenn die Reizung zwar variiert wird, die Reaktion aber immer in einer Weise stattfindet, indem nur auf einen bestimmten der zu erwartenden Eindrücke reagiert werden soll. Es kann eine rote oder eine blaue Scheibe erscheinen; auf diese wird reagiert, auf jene nicht. Dann wird die Zeit im Mittel etwa 0.034 Sekunde länger als die einfache Reaktionszeit und also 0.120 Sekunde kürzer als in dem soeben erwähnten Fall.

Prinzipiell ist diese Methode (die einfache Wahlmethode) ganz derselben Art wie die früher erwähnte: hat ja das Versuchsindividuum eine bestimmte Eigenschaft des Reizes zu erkennen und zwischen Reagieren und Nicht-Reagieren zu wählen. Wenn dessenungeachtet die betreffende Zeit doch kürzer ist, so kommt dies daher, daß der Reagierende seine Aufmerksamkeit auf denjenigen Eindruck, auf welchen er reagieren soll, so scharf konzentriert, daß die Wahl zwischen Reagieren und Nicht-Reagieren nur eine ganz minimale Zeit erfordert. Die bei dieser Methode gefundenen Werte stellen also wesentlich die Zeit dar, welche nötig ist, um bei einem Eindruck eine bestimmte Eigenschaft zu unterscheiden (Unterscheidungszeit).

Unter den Ergebnissen, welche nach diesem Verfahren gewonnen sind, seien folgende hier mitgeteilt; die Zahlen geben an, um wieviel die Reaktionszeit hier länger als die einfache Reaktionszeit ist. Es findet eine schwache oder eine starke Hautreizung statt; bei Reaktion auf den schwachen Reiz ist die Unterscheidungszeit 0.105, bei Reaktion auf den starken 0.054 Sek. — Wenn auf einen hohen oder einen tiefen Ton reagiert werden soll, ist die Unterscheidungszeit im ersten Falle 0.049, im zweiten 0.054 Sek. — Zur Unterscheidung der Richtung, in welcher ein Schall klingt, beträgt die Zeit 0.013 Sek.; usw. (v. KRIES und AUERBACH).

Je komplizierter die Unterscheidung wird, um so länger wird auch die hierzu nötige Zeit. So ist z. B., nach Versuchen von Tischer, die Unterscheidungszeit für zwei verschiedene Geräusche 0.006, für drei 0.010, für vier 0.018, für fünf 0.026 Sek.

Ich bemerke nochmals, daß die einfache Wahlmethode die zur Unterscheidung notwendige Zeit nicht rein ergibt, denn hier kommt jedenfalls auch die Wahl zwischen Reagieren und Nicht-Reagieren in Betracht. Die Unterscheidungszeit kann aber allein für sich bestimmt werden. Man läßt z. B. dreizifferige Zahlen und eine leere Fläche (einfachen Lichtreiz) in beliebiger Folge erscheinen: das Versuchsindividuum hat auf beide in einer und derselben Weise zu reagieren, jedoch erst, nachdem es die bestimmte Eigenschaft des Eindruckes wahrgenommen hat. Hier fällt also der Wahlakt ganz fort. Die Differenz zwischen beiden Reaktionszeiten stellt daher die Größe dar, um welche die ganze Wahrnehmungszeit einer dreizifferigen Zahl länger ist als die eines einfachen Lichtreizes. Diese Zeit beträgt etwa 0.03—0.04 Sek.

Man kann bei den psycho-physischen Zeitmessungen noch weiter gehen. Es wird ein Wort ausgesprochen, und der Reagierende soll ein anderes Wort finden, welches in irgendwelchem assoziativen Verhältnis zu diesem steht, z. B. Pferd — Säugetier; Licht — Lampe; Papier — Tinte; usw. Die Zeit, welche hierzu vergeht, ist nach Trautschold im Mittel etwa 0.7—0.8 Sek.

In den letzten Jahren hat man mit spezieller Rücksicht auf die Frage von der Überbürdung der Schulkinder Methoden auszubilden versucht, um die geistige Ermüdung bei verschiedenen Individuen quantitativ verfolgen zu können. Zu diesem Zwecke hat man die Anzahl Ziffern bestimmt, welche innerhalb einer gewissen Zeit addiert oder multipliziert, oder in einer gewissen Zeit auswendig gelernt werden können, usw. Des näheren darauf einzugehen, ist uns hier nicht möglich; ich habe jedoch auf diese Bestrebungen aufmerksam machen wollen, denn, obgleich die bis jetzt gewonnenen Resultate nur als vorläufige betrachtet werden können, ist es doch sehr wahrscheinlich, daß weitere Arbeiten in dieser Richtung unser Wissen bedeutend bereichern werden.

Anmerkung. Betreffend die Beziehungen zwischen Schädel- und Gehirngröße einerseits und der geistigen Leistungsfähigkeit andererseits sei auf die anatomischen Handbücher verwiesen.

Anhang.

Die Ernährung des Gehirns.

1. Die Blutzufuhr zum Gehirn. Das Gehirn ist, wie schon oben bemerkt (II, S. 327), in einem hohen Grade von der Blutzufuhr abhängig. Wenn diese in einem erheblicheren Umfang vermindert wird, tritt Bewußtlosigkeit ein, so z. B. in der Regel bei doppelseitiger Kompression der Carotis am Halse. Hierbei können auch Krämpfe hervorgerufen werden. — Wenn bei einem Hunde sämtliche nach dem Gehirn verlaufende Gefäße gebunden werden, so wird das Tier ebenfalls von Krämpfen befallen (Kussmaul-Tenners Versuch).

Die Variationen der Blutzufuhr zum Gehirn sind schon oben (I, S. 342) besprochen worden.

An erwachsenen Menschen mit erworbenen Schädeldefekten pulsiert das Gehirn in derselben Weise wie beim jungen Kinde die Fontanellen. Mosso hat an solchen Individuen gefunden, daß die Blutzufuhr zum Gehirn bei geistiger Arbeit und ganz besonders bei Gemütsbewegungen zunimmt, wobei zu gleicher Zeit die Gefäße der

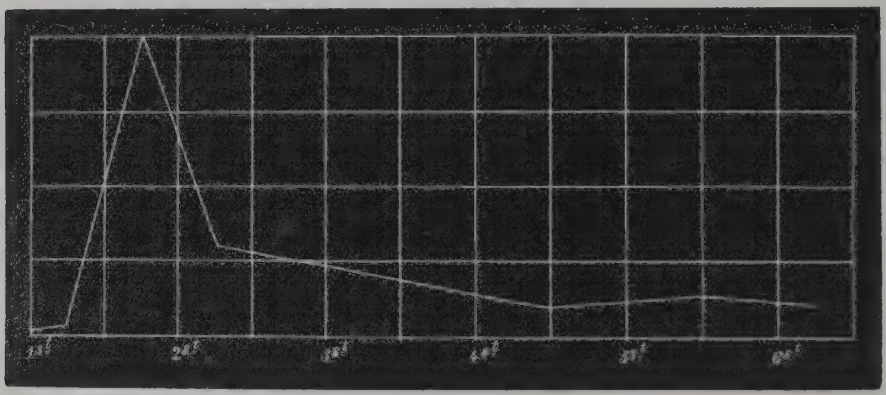
Extremitäten sich zusammenziehen (über die Gefäßinnervation des Gehirns, vgl. I, S. 328), und die der Bauchorgane sich erweitern (Ernst Weber).

Auch im Schlaf, wo keine bewußten Prozesse im Gehirn stattfinden, wird die Blutzufuhr zum Gehirn durch allerlei Sinnesreize vermehrt, und zwar ohne daß das Individuum dabei erwacht.

2. Ermüdung und Schlaf. Nicht allein die geistige Arbeit, sondern auch der wache Zustand an sich ermüdet das Gehirn oder richtiger das Großhirn, und es hat daher von Zeit zu Zeit einer Erholung nötig.

Diese Erholung erhält das Großhirn durch den Schlaf — wenn das Individuum eine längere Zeit am Schlafen verhindert wird, so treten schließlich sehr bedeutende, sowohl geistige als körperliche Störungen auf.

Nach Angaben von Legendre und Piéron entstehen bei Hunden, welche eine längere Zeit (150—293 Stunden) am Schlafen verhindert wurden, Veränderungen in den Ganglienzellen der tieferen Schichten der Frontallappen; zu gleicher Zeit entwickeln



Figur 197. Kurve über die Tiefe des Schlafes, nach Piesbergen. Von links nach rechts zu lesen.

sich im Blute und in der Zerebrospinalflüssigkeit toxische, nicht diffusible Stoffe, welche bei normalen Tieren nach Injektion in der vierten Kammer ein gebieterisches Schlafbedürfnis erwecken.

Um die Festigkeit des Schlafes festzustellen, hat man den Schwellenwert des zum Erwecken des Schlafenden notwendigen Gehörreizes in verschiedenen Intervallen nach dem Einschlafen bestimmt. Bis zum zweiten Viertel der zweiten Stunde nimmt die Tiefe des Schlafes nach Mönninghoff und Piesbergen ganz allmählich zu. Im zweiten und dritten Viertel derselben Stunde steigt die Festigkeit sehr rasch und sehr bedeutend, um dann auch ebenso rasch wieder abzunehmen, bis zum ersten Viertel der dritten Stunde. Von diesem Zeitpunkt an tritt eine allmähliche Abnahme der Schlaffestigkeit ein, welche anhält bis zur zweiten Hälfte der fünften Stunde. Dieser Moment kennzeichnet sich durch eine beginnende geringe Steigerung der Schlafintensität. In einer Stunde, also im Verlauf von $5^1/_2$ Schlafstunden, hat sie ihren Höhepunkt erreicht, von wo aus sie allmählich abnimmt, bis allgemeine Verflachung des Schlafes eingetreten ist (vgl. die graphische Darstellung, Fig. 197).

Im Schlaf ist der Stoffwechsel geringer als im wachen Zustande, und zwar ist die Abnahme um so größer, je fester der Schlaf. Wenn die Kohlensäureabgabe als Maßstab des Stoffwechsels angenommen wird, so verhält sich dieser im Schlaf und im wachen Zustande (beim nicht arbeitenden, aber auch nicht vollständig ruhenden

Menschen) im Mittel wie 100 : 145. Diese Herabsetzung des Stoffwechsels im Schlaf ist in erster Linie von dem Aufhören der willkürlichen Muskelbewegungen abhängig, wie ohne weiteres daraus hervorgeht, daß der Stoffwechsel auch im wachen Zustande auf denselben geringen Wert wie im Schlaf herabgedrückt werden kann, wenn man die Muskeln vollkommen erschlafft und alle willkürlichen Bewegungen vermeidet (Johansson).

Dementsprechend haben Benedict und Carpenter gefunden, daß die gesamte Wärmeabgabe im Schlaf pro kg und Stunde 1.07 Kal. beträgt, was mit dem Stoffwechselminimum des wachen Menschen bei vorsätzlicher körperlicher Ruhe genau übereinstimmt.

Nach einigen Ermittelungen über die zweistündige Kohlensäureabgabe im Schlaf trifft das Minimum derselben, welches wohl zu einem gewissen Grade einen Ausdruck für den tiefsten Schlaf darstellt, etwa in der Mitte der 6—8 Stunden dauernden Schlafzeit ein.

Außerdem hat man beim Schlaf folgende Eigentümlichkeiten beobachtet. Die Augen sind mit kontrahierten Pupillen nach innen und etwas nach oben gewendet; die Atembewegungen sind weniger frequent als im wachen Zustande und auch beim Manne wesentlich kostal; ferner ist die Atmung zuweilen eine periodisch aussetzende. Die Herzschläge sind retardiert; der Gefäßtonus nimmt in den Hautgefäßen und wahrscheinlich auch in den Gefäßen der Eingeweide ab, und infolgedessen sinkt der Blutdruck. Dies bewirkt seinerseits, wie von mehreren Autoren angegeben wird, daß die Blutzufuhr zum Gehirn geringer wird als im wachen Zustande. Andere Autoren haben indes beim Schlaf eine Zunahme der Blutfülle im Gehirn und eine Abnahme derselben in den Bauchorganen beobachtet.

Howell hat die Volumenvariationen der Hand und des unteren Teiles des Unterarmes im Schlaf plethysmographisch untersucht und dabei gefunden, daß die Blutfülle dieser Körperteile vom Beginn des Schlafes an allmählich zunimmt, um nach etwa 1—1¾ Stunden ihr Maximum zu erreichen. Auf diesem bleibt sie bis etwa ¾ Stunde vor dem Erwachen und nimmt jetzt ziemlich schnell wieder ab.

Wie Sinnesreize genügender Stärke den Schlafenden erwecken, so begünstigt das Abhalten aller Sinnesreizung den Eintritt des Schlafes, besonders wenn keine lebhaften bewußten Vorgänge die Aufmerksamkeit erregen. Strümpell hat einen Fall mitgeteilt, in welchem der Kranke bei vollständiger Aufhebung der Hautempfindungen noch an dem einen Auge blind und an dem einen Ohr taub war. Sobald man das noch sehende Auge zuschloß und das noch funktionstüchtige Ohr verstopfte, schlief der Kranke ein.

Daß der Schlaf nicht ausschließlich wenigstens von Vorgängen in der Großhirnrinde bedingt ist, geht zu voller Evidenz daraus hervor, daß man auch bei entgroßhirnten Tieren, wie schon erwähnt (II, S. 393, 396), den Wechsel vom wachen Zustand und Schlaf beobachten kann. — Eine Darstellung der zahlreichen über den Schlaf aufgestellten Hypothesen kann hier nicht in Frage kommen, da es keiner unter diesen gelungen ist, eine wirkliche Erklärung des Schlafes zu geben.

3. Die Temperatur des Gehirns. Unter Anwendung sehr feiner Thermometer hat Mosso die Temperaturverhältnisse des Gehirns an Tieren und an Menschen mit Schädeldefekten eingehend untersucht und dabei unter anderem folgendes gefunden. Wegen seiner geringen Bedeckung hat das Gehirn eine niedrigere Temperatur als das Rectum. Im Gehirn tritt aber unter Umständen, z. B. durch lokale Einwirkung von Atropin, Kokaïn, Alkohol, durch genügend starke elektrische Reizung, durch Anämie und Asphyxie, eine Temperatursteigerung auf, welche von Kreislaufsveränderungen unabhängig ist.

Chloroform, schmerzhafte Eindrücke usw. rufen keine nennenswerten Änderungen der Temperaturkurve des Gehirns hervor. Auch die bewußten Vorgänge üben auf die Gehirntemperatur einen so geringen Einfluß aus, daß wir sie nicht erkennen können;

oder sie bestehen gleichzeitig mit anderen Vorgängen, in deren Folge das Gehirn erkältet, wenngleich die Funktionen des Denkens und der Bewegung fortdauern.

Dagegen existieren unbewußte, durch äußere Einflüsse bedingte Prozesse, durch welche die Temperatur des Gehirns gesteigert wird.

4. Der intrakranielle Druck. Der die Schädel-Rückgratshöhle ausfüllende Liquor cerebro-spinalis übt auf die Wände dieses Hohlraumes einen Druck aus, welcher, wenn er mittels eines in ein Loch im Schädel eingesetzten Manometers geeigneter Konstruktion gemessen wird, bei Tieren in horizontaler Lage etwa 5—10 mm Hg beträgt und also dem intrakraniellen Venendrucke ungefähr gleich ist. Bei verschiedenen Körperstellungen schwankt er nicht unbeträchtlich, steigt, wenn der Hinterkörper erhöht wird, sinkt im entgegengesetzten Falle und kann dabei sogar negative Werte erreichen (Sivén).

Nach Bayliss und Hill findet sich kein Mechanismus vor, durch welchen der intrakranielle Druck konstant erhalten wird; die Verrichtungen des Gehirns scheinen innerhalb weiter Grenzen von dem intrakraniellen Druck unabhängig zu sein, wenn nicht durch die Verengerung der Schädelhöhle die Zirkulation im Gehirn erschwert wird, so daß eine Hirnanämie auftritt. Unter solchen Umständen werden durch Wirkung auf die Zentren des Kopfmarkes unter anderem die Atmung verlangsamt und schließlich aufgehoben, die Herzschläge retardiert, der Blutdruck erhöht.

5. Die Zerebrospinalflüssigkeit ist dünnflüssig, wasserhell und hat ein spezifisches Gewicht von 1.007—1.008. Sie enthält pro Liter etwa 6.61 g NaCl, 0.21 g KCl, 0.19 g $CaCl_2$, 0.12 g $MgCl_2$, 0.03 g Na_2SO_4 und 0.06 g HK_2PO_4, sowie außerdem 2.2 g organische Substanz mit 0.19 g Eiweiß, 0.53 g reduzierender Substanz und 0.06 g Harnstoff (Mestrezat).

Die Bildung der Zerebrospinalflüssigkeit wird nach Dixon und Halliburton durch intravenöse Injektion von einem 1prozentigen Extrakt aus dem Chorioidealplexus, und zwar auch bei künstlicher Atmung, wo also die unter dem Einfluß des Extraktes sonst auftretende Veränderung der Atembewegungen ausgeschlossen ist, stark beschleunigt.

Die Abflußwege der Zerebrospinalflüssigkeit stellen teils die Scheiden der Nervenwurzeln, teils auch die Venen dar. Nach Injektion von mit Methylenblau gefärbter Kochsalzlösung in die Schädelhöhle erscheint schon binnen 15—30 Minuten blau gefärbter Harn (Hill).

FÜNFUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Die spezielle Nervenphysiologie.

Bei der Darstellung der Verrichtungen der verschiedenen Organe und Organsysteme habe ich bereits ihre Innervation besprochen und brauche daher in diesem Kapitel nur die allgemeinsten Züge der speziellen Nervenphysiologie darzustellen. Betreffend Einzelheiten und kontroverse Punkte verweise ich auf die früheren Kapitel dieses Buches; über die rein anatomischen Angaben vergleiche die anatomischen Lehrbücher.

§ 1. Die Gehirnnerven.

Die Ursprungskerne der zentrifugalen Gehirnnerven entsprechen vollständig den Ursprungskernen der zentrifugalen Rückenmarksnerven. Die zentripetalen Gehirnnerven entspringen aus den ihnen zugehörigen Ganglienzellen in den betreffenden Kopfganglien, wie z. B. Ganglion Gasseri trigemini, Ganglion petrosum glossopharyngei, Ganglion jugulare vagi usw., welche also den Spinalganglien entsprechen. Die sogen. zerebralen Kerne der zentripetalen Gehirnnerven stellen ihrerseits Ganglienzellenhaufen dar, an welchen diese Nerven endigen und von welchen neue Bahnen ausgehen.

I. N. olfactorius, der Geruchsnerv (vgl. II, S. 141).

II. N. opticus, der Sehnerv (vgl. II, S. 186). Dieser erhält nicht allein zentripetale, sondern auch zentrifugale Nervenfasern, worüber vgl. II, S. 258.

III. N. oculomotorius, der gemeinschaftliche Augenmuskelnerv, versorgt die MM. levator palpebrae superioris, rectus superior, inferior und internus, sowie den Obliquus inferior, ferner den Ziliar- oder Akkommodationsmuskel (II, S. 239) und den M. sphincter pupillae (II, S. 228).

IV. N. trochlearis, der Rollmuskelnerv, ist ausschließlich für den M. obliquus superior bestimmt.

V. N. trigeminus, der dreigeteilte Nerv, enthält sowohl zentrifugale als zentripetale Fasern.

Die zentrifugalen Fasern innervieren die Kaumuskeln (MM. masseter, temporalis, pterygoideus ext. und int.), ferner die MM. mylohyoideus, tensor veli palatini und tensor tympani (vgl. II, S. 161) sowie den vorderen Bauch des M. digastricus maxillae inf. Außerdem wird angegeben, daß der Trigeminus sekretorische Fasern für die Tränendrüse und die Schweißdrüsen des Gesichts, gefäßerweiternde Fasern für die Gesichtshaut und das Auge usw. enthält.

Die zentripetalen Fasern des Trigeminus stellen in erster Linie die sensiblen Nerven fast der ganzen Gesichtshaut, des Auges, der Nasen- und der Mundhöhlenschleimhaut, der Zunge und der Zähne dar. Daneben führt der Trigeminus auch eine Anzahl Geschmacksnerven (vgl. II, S. 137).

VI. N. abducens, der äußere Augenmuskelnerv, innerviert den M. rectus externus und soll auch Fasern für den M. sphincter pupillae enthalten.

VII. N. facialis, der Gesichtsnerv, enthält sekretorische Fasern für die Gl. submaxillaris, sublingualis (vgl. I, S. 370) und lacrimalis (II, S. 309), gefäßerweiternde Fasern für die Gl. submaxillaris und den vorderen Teil der Zunge sowie motorische Fasern für den M. stapedius. Eine große Bedeutung hat er auch als Bewegungsnerv der Gesichtsmuskeln, deren physiologische Aufgabe besonders darin liegt, daß sie durch ihre Kontraktionen die Gesichtshaut in verschiedener Weise falten und dadurch die ver-

schiedenen mimischen Ausdrücke hervorrufen. Hierüber hat Duchenne umfassende Untersuchungen gemacht und ist dabei unter anderem zu folgenden Resultaten gekommen.

Einige Gesichtsmuskeln haben, auch wenn sie isoliert in Tätigkeit treten, eine vollständig expressive Wirkung, so vor allem der M. supraciliaris, welcher dem Gesicht den Ausdruck des Leidens gibt. In hohem Grade expressiv sind ferner die Kontraktionen des M. zygomaticus major (Ausdruck der Freude) und des M. triangularis menti (Ausdruck der Traurigkeit).

Ergänzend expressiv wirkt das Platysma myoides, welches alle Hautbedeckungen der unteren Gesichtspartie schief nach unten und außen verzieht und die vordere Hälfte des Halses aufbläht. Dies hat freilich an sich gar keine mimische Bedeutung. Sobald aber dieser Muskel mit einem anderen kombiniert in Tätigkeit tritt, bringt er mit ergreifender Wahrheit das Bild der heftigsten Leidenschaften, der Furcht, des Schreckens usw. auf dem Gesicht zum Vorschein.

Durch Kombination mehrerer Muskeln kann eine große Zahl von verschiedenen Gesichtsausdrücken künstlich hervorgerufen werden, und zwar ist es nur selten notwendig, mehr als zwei Muskeln in Tätigkeit zu versetzen, um eine der Ausdrucksbewegungen, die der Mensch auf seinem Gesichte abzubilden vermag, in vollständiger Weise zuwege zu bringen.

Als Beispiel der Wirkung von kombinierter Muskeltätigkeit möge folgendes dienen. Der Ausdruck von Aufmerksamkeit wird durch den M. frontalis, der von Freude durch Zusammenwirken von Zygomaticus major und Orbicularis inferior hervorgerufen. Läßt man diese drei Muskeln zusammenwirken, so wird die Physiognomie ankündigen, daß die Seele unter dem Eindruck einer glücklichen Nachricht steht. Wenn man mit diesen Ausdrucksbewegungen noch die der Schlüpfrigkeit oder Lüsternheit verbindet, dadurch, daß man den M. transversus nasi zur Kontraktion bringt, so werden die sinnlichen Züge, die dieser letzteren Leidenschaft eigen sind, den besonderen Charakter der auf eine Ursache, die die Lüsternheit erweckt, gerichteten Aufmerksamkeit zeigen.

Wenn Muskeln, welche direkte Repräsentanten entgegengesetzter Leidenschaften sind, zusammenwirken, wird die Physiognomie im allgemeinen mehr oder weniger grimassenhaft und läßt auch das Urteil des Zuschauers in großer Unsicherheit über ihre wirkliche Bedeutung. Indes besteht hier kein absoluter Antagonismus. Vereinigt man z. B. das durch Kontraktion des M. zygomaticus major hervorgerufene Lächeln mit dem mäßigen Weinen (durch Kontraktion des M. zygomaticus minor), so erhält man einen bewunderungswürdigen Ausdruck des Mitleidens, der äußerst sympathisch ist.

VIII. N. acusticus, der Gehörnerv, vermittelt durch den R. cochlearis die Gehörempfindungen (vgl. II, S. 163) und übt durch den R. vestibularis die oben (II, S. 120) studierten, von den Bogengängen und Otolithensäckchen ausgelösten Einwirkungen aus.

Da verschiedene Erfahrungen darauf hindeuten, daß der R. vestibularis für die Gehörempfindungen wahrscheinlich gar keine oder nur eine untergeordnete Bedeutung hat, und da der VIII. Gehirnnerv jedenfalls nicht ausschließlich im Dienste dieser Empfindungen steht, hat J. R. Ewald zur Vermeidung von Mißverständnissen vorgeschlagen, ihn einfach als N. octavus zu bezeichnen.

IX. N. glossopharyngeus, der Zungenschlundkopfnerv, führt, außer einigen motorischen Fasern, sekretorische Fasern zu der Parotis (I, S. 370), und gefäßerweiternde Fasern zu den vorderen Gaumenbögen und den Tonsillen (I, S. 331). Unter seinen zentripetalen Fasern sind vor allem die

Geschmacksfasern zu nennen (II, S. 137), ferner auch sensible Nerven von der Schleimhaut der hinteren Gaumenbögen, der Pharynxwand, der Trommelhöhle und der Tuba Eustachii.

X. N. vagus, der herumschweifende Nerv, und

XI. N. accessorius, der Beinerv.

Da diese Nerven nebst dem N. glossopharyngeus schon bei ihrem Austritt in innige anatomische Beziehungen zueinander treten und die Frage nach dem Anteil, den jeder dieser Nerven bei der Versorgung der zahlreichen von ihnen innervierten Organe nimmt, in sehr verschiedener Weise beantwortet worden ist, ist es, wie Grossmann vorgeschlagen hat, am zweckmäßigsten, dieselben als ein Ganzes zusammenzufassen und bei ihnen nach der Lage der Bündel beim Austritt aus dem Kopfmark drei Bündel (oberstes, mittleres und unteres) zu unterscheiden. Das oberste Bündel läßt sich als N. glossopharyngeus beim Affen und Menschen leicht von den anderen trennen. Das untere Bündel ist der äußere Zweig des N. accessorius, welcher die MM. cucullaris und sternocleidomastoideus innerviert. Es bleibt also das aus den NN. vagus und accessorius (R. internus) gebildete Bündel übrig, in welchem das voroberste und das mittlere Bündel unterschieden werden.

Nach den Erfahrungen von Kreidl gehen beim Affen von dem vorobersten Bündel (dem Vagus der Anatomen) die motorischen Nerven der MM. palatoglossus und palatopharyngeus sowie der Pharynxkonstriktoren und des Oesophagus aus (I, S. 405). Ferner finden sich hier die im N. laryngeus sup. verlaufenden motorischen Fasern und die Fasern für die Schließung der Cardia (Kaninchen, Zweig); ferner diejenigen zentripetalen Lungennerven, welche die Selbststeuerung der Atmung besorgen (I, S. 464), Fasern aus dem Magen, welche die Brechbewegung auslösen (Miller), sowie, bei dem Kaninchen, Hunde und der Katze wenigstens, die Depressorfasern (Fuchs, Cadman; vgl. I, S. 276).

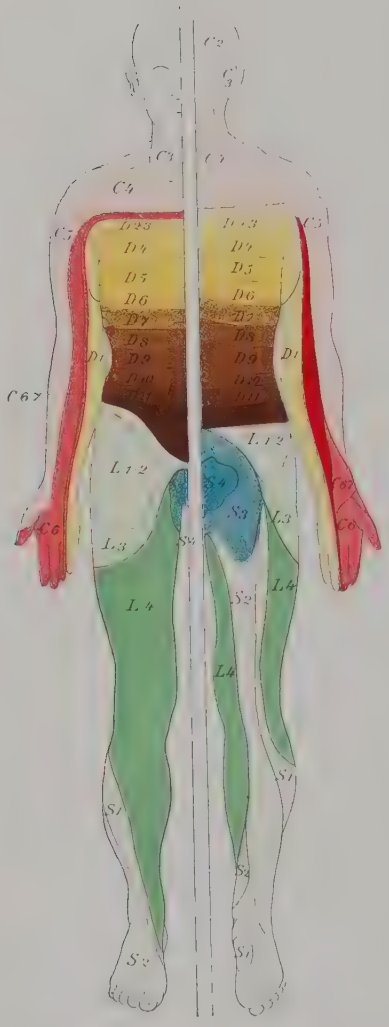
Im mittleren Bündel (N. accessorius der Anatomen) verlaufen die herzhemmenden Fasern (I, S. 271), die motorischen Fasern für den M. levator veli palatini und für die Bewegungen des präpylorischen Teils des Magens sowie die im N. laryngeus inf. enthaltenen motorischen Fasern.

Im Vagusstamm finden sich noch folgende Fasern, deren Ursprung nicht näher bekannt ist, vor. 1. Zentrifugale Fasern. α) Kreislaufsorgane: beschleunigende Herznerven (I, S. 274); gefäßverengende Nerven für das Herz, den Magen, den Darm, die Niere, die Milz und (?) die Lunge (I, S. 327); gefäßerweiternde Fasern für die Koronargefäße und die Lunge (I, S. 331). β) Digestionsorgane: motorische Nerven für den Magen (I, S. 410, vgl. oben), den Dünndarm und den oberen Teil des Dickdarmes (I, S. 418); hemmende Nerven für die Cardia und die Längsfasern des Dünndarmes (I, S. 410, 416); sekretorische Nerven für die Magenschleimhaut und das Pankreas (I, S. 379, 388). γ) Atmungsorgane: motorische und (?) hemmende Fasern für die Bronchialmuskeln (I, S. 459).

2. Zentripetale Fasern. Atmungsorgane: zentripetale Fasern aus dem Larynx (I, S. 468).

XII. N. hypoglossus, der Zungenfleischnerv, innerviert die Muskulatur der Zunge.

§ 2. Die Rückenmarksnerven.



Figur 198. Spinale Sensibilitätstafel, nach Kocher. Die Wurzelgebiete des Zervikalmarkes rot, die des Dorsalmarkes gelb, die des Lumbalmarkes grün, die des Sakralmarkes blau. Innerhalb jedes der Hauptgebiete sind die einzelnen Segmente um so dunkler schattiert, je tiefer sie liegen. Links Vorderseite; rechts Hinterseite.

Peripher vom Spinalganglion vereinigen sich die zu demselben Segment des Rückenmarkes gehörigen vorderen und hinteren Wurzeln auf jeder Seite zum gemischten Nervenstamm. Jeder dieser Nervenstämme teilt sich dann in einen dorsalen und einen ventralen Ast. Die dorsalen Äste sind verhältnismäßig schwach und versorgen die Haut und die Muskeln des Rückens; die viel stärkeren ventralen Äste sind für die Vorder- und Seitenteile des Halses, die Brust, den Bauch und die Extremitäten bestimmt.

Die dorsalen Zweige verlaufen alle isoliert bis zu ihrem Verbreitungsbezirk; mit Ausnahme der 12 Brustnerven flechten sich dagegen die ventralen Zweige reichlich untereinander zusammen und bilden sogen. Plexus, welche den großen Hauptabschnitten des Körpers entsprechen.

Über die Verbreitung der den verschiedenen Wurzeln entstammenden Fasern liegen mehrere experimentelle und klinische Arbeiten vor. Unter diesen werde ich hauptsächlich die von Kocher gegebene Darstellung der beim Menschen stattfindenden Verhältnisse hier berücksichtigen.

a. Sensible Nerven.

Jede Nervenwurzel versorgt, auch wenn sie sich im Plexus verzweigt, ein zusammenhängendes Hautgebiet; dabei ist

jedoch zu bemerken, daß sich die von verschiedenen Wurzeln innervierten Hautgebiete überdecken, so daß ein Hautgebiet, namentlich in der Seitenregion, doppelt, ja dreifach versorgt ist (Sherrington).

Figur 198 stellt nach Kocher die Verbreitungsgebiete der verschiedenen sensiblen Rückenmarkswurzeln schematisch dar. Dieselbe ist auf Grund klinischer Beobachtungen an Menschen mit Totalquerläsionen in der Weise entworfen, daß bei Läsionen in verschiedenen Niveaus die obere Grenze der Insensibilität in die Figur eingetragen wurde. Aus der Zusammenstellung der so gewonnenen Grenzen erhält man das Hauptversorgungsgebiet der einzelnen Nervenwurzeln. In der Wirklichkeit greifen die Versorgungsgebiete der verschiedenen Nervenwurzeln beim Menschen wie bei den Tieren oben und unten erheblich übereinander. Die in der Abbildung eingetragenen Felder stellen die von jeder einzelnen Wurzel versorgten Kerngebiete dar.

b. Motorische Nerven.

In folgender Tabelle habe ich nach Kocher für die Skelettmuskeln die Entstammung der motorischen Nerven aus den verschiedenen Wurzeln zusammengestellt.

Wurzel	Muskeln
I. C.	Kleine Nackenmuskeln; Sterno-hyoideus; Sterno-thyreoideus; Omo-hyoideus.
II. C.	Sterno-cleido-mastoideus; Cucullaris.
III. C.	Platysma myoides.
IV. C.	Scaleni; Diaphragma.
V. C.	Rhomboidei; Supra- und infraspinatus; Coraco-brachialis; Biceps; Brachialis int.; Deltoideus; Supinator longus und brevis.
VI. C.	Subscapularis; Pectoralis major und minor; Pronator teres und quadratus; Latissimus dorsi; Teres major; Triceps; Serratus anticus major.
VII. C.	Extensoren und Flexoren des Handgelenks.
VIII. C.	Lange Finger-Extensoren und -Flexoren.
I. B.	Sämtliche kleine Muskeln der Hand und der Finger.
I.—XII. B.	Rückenmuskeln.
I.—XI. B.	Interkostalmuskeln.
VII.—XII. B.	Bauchmuskeln.
I. L.	Unterster Teil der Bauchmuskeln; Quadratus lumborum.
II. L.	Cremaster.
III. L.	Psoas; Sartorius; Iliacus int.; Pectineus; Adduktoren des Oberschenkels.
IV. L.	Quadriceps femoris; Gracilis; Obturator externus?
V. L.	Glutaeus medius und minimus; Tensor fasciae latae; Semitendinosus; Semimembranosus; Biceps.
I. S.	Pyriformis; Obturator internus; Gemelli; Quadratus femoris; Glutaeus maximus; lange Extensoren des Fußes und der Zehen; Peroneus longus und brevis.
II. S.	Lange Flexoren des Fußes und der Zehen; große Wadenmuskeln; kleine Fußmuskeln.
III. S.	Ejakulationsmuskeln; Dammmuskeln.
IV. S.	Sphincter und Detrusor vesicae; Sphincter ani.
V. S.	Levator ani.

Zu dieser Zusammenstellung ist gleich wie bei der entsprechenden über die Verbreitungsgebiete der sensiblen Nerven zu bemerken, daß ein und derselbe Muskel von mehr als einer Rückenmarkswurzel versorgt wird. Dementsprechend beziehen sich die vorliegenden Angaben auf Kerngebiete, d. h. auf Nerven, welche die Hauptzufuhr zu bestimmten Muskeln bilden. Nach Starr werden z. B. die Scaleni von der II. und III., das Diaphragma von der III. und IV., der Deltoideus von der IV. und V., der Biceps von der V. und VI. Zervikalwurzel, der Sartorius von den I. und II., der Quadriceps femoris von den II. und III., die Adduktoren des Oberschenkels von den III. und IV. Lumbalnerven innerviert usw.

Es wurde seinerzeit von Preyer und Krause behauptet, daß die einen Muskel bedeckende Haut mit sensiblen Fasern desselben Spinalnerven wie der unterliegende Muskel versorgt sei. Nach Sherrington ist dies indes nicht der Fall, denn hier kommen Verschiebungen vor, und im allgemeinen sind die Hautbezirke gegen die Muskelbezirke distalwärts verschoben. (Die zentripetalen Muskelfasern scheinen indes segmentär den motorischen Fasern zu entsprechen.) Nur die Flexorenseite von Ober- und Unterschenkel und die Streckseite des Armes bilden von dieser Regel eine Ausnahme.

§ 3. Die autonomen Nerven.

a. Der Zusammenhang zwischen den autonomen Nerven und dem zentralen Nervensystem.

Die in sympathischen Bahnen verlaufenden zentrifugalen Nerven, welche durch die weißen Rami communicantes aus dem Rückenmark austreten und sich dann in den sympathischen Grenzstrang begeben, beherrschen die verschiedensten, dem direkten Einfluß des Willens entzogenen Verrichtungen. Zu diesen Nerven gehören gefäßverengende und gefäßerweiternde Nerven, beschleunigende Herznerven, motorische und hemmende Nerven für den Magen, den Darm, die Blase usw.

In gewissen Zerebralnerven sowie in den Sakralwurzeln sind zentrifugale Fasern enthalten, welche ebenfalls Vorgänge, die dem Willen entzogen sind, erregen oder hemmen und also von physiologischen Gesichtspunkten aus den eigentlichen sympathischen Nerven sehr nahe stehen, wie sie auch in bezug auf ihren peripheren Verlauf mit diesen genau übereinstimmen. Hierher gehören die Nerven der Regenbogenhaut und des Ziliarmuskels, die sekretorischen Nerven für die Speicheldrüsen und den Magen, die hemmenden Herznerven, motorische Nerven der Blase und Nerven für die Geschlechtsorgane. Diese Nerven werden von Langley mit dem gemeinsamen Namen parasympathische Nerven bezeichnet.

Die sympathischen und die parasympathischen Nerven stimmen darin überein, daß sie aus dem zentralen Nervensystem entspringen und ihre Zentren dort haben.

Nach Fröhlich und Loewi unterscheiden sich die sympathischen Nerven durch ihr Verhalten gegenüber gewissen Giften nicht unwesentlich von den parasympathischen. Während unter den letzteren die exzitierenden Nerven durch das Atropin gelähmt werden, läßt dasselbe Gift die sympathischen Nerven unbeeinflußt (eine Ausnahme bilden die schweißtreibenden Nerven, die durch das Atropin gelähmt werden). Ferner vernichten Nitrite dauernd oder vorübergehend die Erregbarkeit der hemmenden parasympathischen Nerven und lassen die sympathischen Nerven ganz unberührt.

Eine weitere Gruppe von Nerven, welche die Tätigkeit der dem Willen entzogenen Organe regulieren, bilden die in der Wand des Verdauungsrohres befindlichen Plexen von Auerbach und Meissner, über deren Stellung zu den soeben genannten Nervengattungen zurzeit nichts Bestimmtes gesagt werden kann.

Diese drei Gruppen von Nerven beherrschen sämtliche von dem direkten Einfluß des Willens unabhängige Verrichtungen des Körpers und werden von Langley als autonome Nerven zusammengefaßt.

Die in sympathischen Bahnen befindlichen zentripetalen Fasern, zu welchen z. B. die im Splanchnicus verlaufenden Schmerznerven gehören (A. Neumann), sind, wie es scheint, Abkömmlinge der Ganglienzellen der Spinalganglien und treten also in den hinteren Wurzeln ins Rückenmark hinein; daß sich unter diesen auch wirkliche sympathische, aus peripheren Ganglienzellen entspringende Fasern finden sollten, ist nicht nachgewiesen.

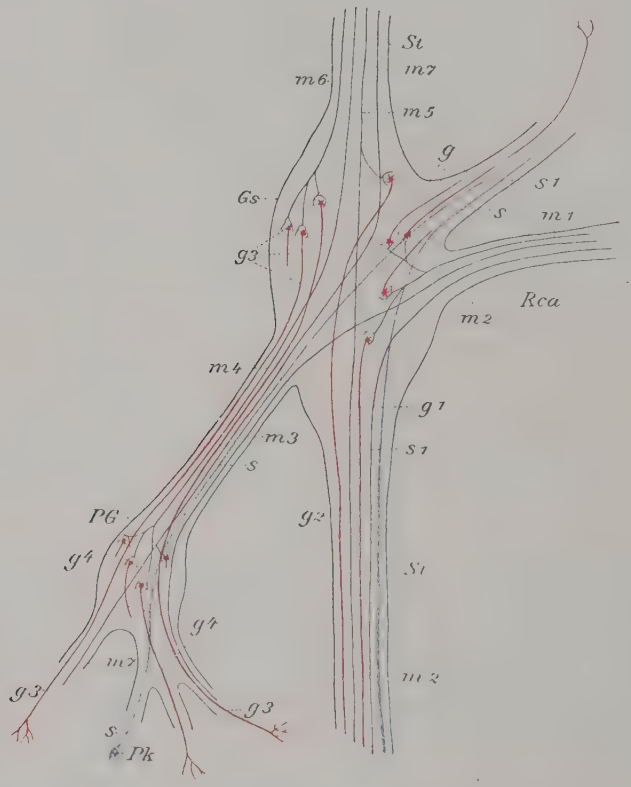
Über die autonomen Fasern der Gehirnnerven habe ich das Wichtigste schon berichtet; betreffend Einzelheiten muß ich auf Spezialarbeiten verweisen, da hier vieles noch einer eingehenden Prüfung bedarf, bevor es als sicher festgestellt erachtet werden kann. Ich will also nur die dem Rückenmark entstammenden autonomen (sympathischen und parasympathischen) Nerven hier berücksichtigen.

Die präganglionären Fasern des Sympathicus (Langley) treten ausschließlich in den weißen Rami communicantes vom Rückenmark aus (Gaskell) und endigen alle mit Endverästelungen um Ganglienzellen in näher oder ferner liegenden Ganglien. Zwischen den einzelnen Ganglienzellen in demselben oder in verschiedenen Ganglien finden sich keine Verbindungen.

Ihr Verlauf ist also ein längerer oder kürzerer (vgl. Fig. 199, m_1—m_7). Die einen Fasern (m_1) enden an den nächstliegenden Ganglienzellen, andere (m_4, m_6) durchlaufen mehrere Ganglien, bevor sie zu ihren Endigungen gelangen und können hierbei durch Kollaterale auf eine Mehrheit von Zellen einwirken. Noch andere endlich finden erst an den am meisten peripher gelegenen Ganglien ihr Ende (m_2, m_3, m_7).

Aus den Zellen der sympathischen Ganglien entstehen neue Bahnen (postganglionäre Fasern, Langley; g, g_1, g_2, g_3, g_4), welche in ihrem

Verlauf keine Beziehungen zu anderen Ganglienzellen zeigen und bald nahe, bald entfernt von ihrem Ursprung mit freien Endigungen an glatten Muskeln oder in Drüsen usw. endigen. Nach Langley wird also die periphere Bahn jeder Faser bzw. jeder Kollaterale durch eine einzige Ganglienzelle unterbrochen. [Über die von Langley bei diesen Untersuchungen benutzte Methode der Vergiftung mit Nikotin vgl. II, S. 344.]



Figur 199. Schema zur Darstellung des Faserverlaufes im Sympathicus, nach Kölliker. *PG*, peripheres Ganglion; *Gs*, Ganglion des Grenzstranges; *PK*, Pacinisches Körperchen; *Rca*, weißer Ramus communicans; *Rcgr*, grauer Ramus communicans; *St*, Stamm des Grenzstranges. Die präganglionären Fasern sind schwarz, die postganglionären rot, die zentripetalen blau.

Zu den postganglionären Fasern gehören teils die in den grauen Rami communicantes nach den Spinalnerven verlaufenden Fasern, teils Zweige, die sich selbständig nach der Peripherie begeben.

Auch für die parasympathischen Nerven gilt, daß eine, aber auch nur eine Ganglienzelle in den peripheren Verlauf jeder Faser bzw. Kollaterale eingeschaltet ist; auch bei ihnen kommen, ganz wie bei den sympathischen Nerven, präganglionäre und postganglionäre Fasern vor.

b. Der Verlauf der sympathischen Fasern.

Nach Gaskell erhält der eigentliche Sympathicus präganglionäre Fasern nur von der I. Brust- bis zur II.—IV. (V.) Lumbalwurzel. Die Zervikalwurzeln führen keine viszeralen Nerven. Dagegen finden sich solche in der (I.) II.—III. Sakralwurzel; diese treten nicht in den sympathischen Grenzstrang ein, verhalten sich aber sonst den sympathischen Nerven analog.

Die dem Sympathicus zugehörigen präganglionären Fasern vereinigen sich entweder mit Zellen in den Ganglien des Grenzstranges (lateralen Ganglien) oder mit Zellen in mehr peripher liegenden Ganglien (kollateralen Ganglien).

Über den Verlauf der prä- und postganglionären Fasern des sympathischen Nervensystems sowie ihre Verbindung mit peripheren Ganglienzellen teile ich nach Langley folgende Angaben mit, welche sich auf die Katze beziehen.

Der Halssympathicus bekommt Fasern von der I.—VII. Brustwurzel; bei ihrem Austritt aus dem Rückenmark sind sie in einem gewissen Grade nach ihrer Funktion angeordnet, und zwar so, daß die kräftigste Wirkung auf die pupillenerweiternden Fasern von der I. und II., auf die Membrana nicitans, die Augenlider usw. von der I. bis III., auf die Submaxillardrüse von der II. und III., auf die Gefäße des Ohres und der Bindehaut von der II. bis IV., sowie auf die Pilomotoren des Kopfes und des Nackens von der IV. bis VI. Brustwurzel erhalten wird. Ich erwähne diese Einzelheiten, weil sie für die richtige Auffassung der unten zu beschreibenden Regenerationserscheinungen im Sympathicus bedeutungsvoll sind.

Alle diese Fasern endigen im Gangl. cerv. supr., dessen Zellen postganglionäre Fasern aussenden, welche teils um die Blutgefäße Plexus bilden, teils sich mit gewissen Zerebralnerven und den drei obersten Halsnerven verbinden. Die mit den letzteren anastomosierenden Fasern verlaufen mit den sensiblen Ästen nach der Haut und innervieren die Muskeln der Haare (pilomotorische Nerven).

Das Ganglion stellatum erhält Fasern von der (III.) IV.—VIII. (IX.) Brustwurzel. Unter dessen postganglionären Fasern gehen Pilomotoren nach dem III. bis VIII. Zervikalnerven und dem I.—III. (IV.) Brustnerven; diese entstammen der V. bis VIII. Brustwurzel. Gefäß- und Schweißnerven für die Vorderpfote sind in der IV. bis IX. Brustwurzel enthalten; sie vereinigen sich mit Zellen im Ganglion stellatum, von welchen postganglionäre Fasern nach dem Brachialnerven ausgehen und wie die Pilomotoren mit ihren hinteren Ästen verlaufen. Außerdem entsendet dieses Ganglion noch beschleunigende Nerven zum Herzen und Gefäßnerven zu der Lunge; es ist indes noch nicht bewiesen, daß diese Nerven tatsächlich aus Zellen im Ganglion stellatum hervorgehen.

Diejenigen Rückenmarkswurzeln, welche Fasern zu den distal vom Ganglion stellatum liegenden Ganglien des Grenzstranges entsenden, versorgen je 3 bis 4 und mehrere Ganglien. Die von diesen Ganglien austretenden postganglionären (pilomotorischen und vasomotorischen) Fasern verbinden sich mit dem entsprechenden Spinalnerven und verlaufen mit dessen dorsokutanem Ast nach der Haut.

Die Gefäß- und Schweißnerven der Hinterpfote treten etwa in dem XII. Brust- bis III. Lumbalnerven vom Rückenmark aus, verbinden sich mit dem VI. Lumbal- bis II. Sakralganglion, um von dort nach den spinalen Nerven überzugehen und mit ihren Hautästen zu verlaufen.

Die im Splanchnicus enthaltenen hemmenden und Gefäßnerven stehen zum größten Teil wenigstens mit Zellen im Plexus solaris in Verbindung und haben in den Ganglien des Grenzstranges keine Station. Sie treten etwa vom V. Brust- bis II. Lumbalnerven aus dem Rückenmark heraus.

Die Organe des Beckens bekommen ihre Nerven sowohl vom Lumbalsympathicus, als auch mit den Sakralnerven (vgl. I, S. 559). Jene entstammen der XIII. Brust- bis V. Lumbalwurzel, verlaufen durch den sympathischen Grenzstrang teils nach dem Ganglion mesent. inf., teils nach den Sakralganglien. Die in das Ganglion mesent. inf. eintretenden Fasern vereinigen sich zum größten Teil mit Zellen in diesem Ganglion, hängen aber teilweise auch mit mehr peripheren Ganglienzellen zusammen. Die meisten sympathischen Nerven der äußeren Generationsorgane sind mit Zellen in den Sakralganglien verbunden.

Die in die I. bis III. Sakralwurzel austretenden und im N. erigens verlaufenden autonomen Fasern verbinden sich mit Ganglienzellen, welche in den betreffenden Nervenbahnen eingestreut sind und zum großen Teil in der Nähe des zugehörigen Erfolgsorgans liegen.

Auf Grund seiner Tierversuche und der Erfahrungen der vergleichenden Anatomie hat Langley folgendes Schema über die Beziehungen der Spinalwurzeln zu den Ganglien des sympathischen Grenzstranges beim Menschen entworfen.

Ganglien des Grenzstranges.

Spinalwurzel	Halsteil	Brustteil	Lumbalteil	Sakralteil
I. Brust	Cerv. sup.			
II. Brust	Cerv. sup.			
III. Brust	Cerv. sup.			
IV. Brust	Cerv. sup. u. inf.			
V. Brust	Cerv. sup. u. inf.	1 2		
VI. Brust	? Cerv. sup. u. inf.	1 2 3 4 5		
VII. Brust	? Cerv. inf.	1 2 3 4 5 6 7 8 9		
VIII. Brust		? 5 6 7 8 9 10 11		
IX. Brust		? 8 9 10 11 12	1 2	
X. Brust		11 12	1 2 3	
XI. Brust		12	1 2 3 4	
XII. Brust			1 2 3 4 5	1
I. Lumbal			? 2 3 4 5	1 2 3
II. Lumbal			? 3 4 5	1 2 3 4 5 1

Durch vergleichende Untersuchungen über die sensiblen und die pilomotorischen Nerven der Haut hat v. Rynberk am Rumpf der Katze nachgewiesen, daß sich die zu demselben Nervenpaar gehörigen Nerven in entsprechender Weise verteilen, indessen mit der Beschränkung, daß der sensible Nerv eine größere Region der Haut versorgt.

Betreffend die Wirkung der Pilomotoren beim Menschen sei hier anhangsweise nach Sobotka folgendes mitgeteilt. Die Pilomotoren können durch mechanische, elektrische und thermische (besonders Kälte-, aber auch Wärme-) Reizung der Haut reflektorisch erregt werden, und zwar ist der Erfolg sowohl bei verschiedenen Menschen als bei demselben Menschen zu verschiedenen Zeiten sehr variierend. Desgleichen ist die Empfänglichkeit bei verschiedenen Hautstellen wie auch die Ausbreitung der Reizwirkung unter verschiedenen Umständen sehr verschieden. Durch kräftiges Reiben oder Kneten sowie durch elektrische Reizung einer Nackenhälfte oder einer seitlichen

hinteren Halsfläche oder ihrer nächsten Umgebung, namentlich der Hinterfläche der Ohrmuschel, läßt sich unter günstigen Umständen die Kontraktion der Pilomotoren einer ganzen Körperhälfte erzeugen. Dabei wird die Mittellinie des Körpers, von einem bestimmten, ganz schmalen Längsstreifen abgesehen, niemals überschritten. Es kann aber der Fall sein, daß ein einseitiger Reiz auf die Pilomotoren der beiden Körperhälften einwirkt; hier handelt es sich indessen nicht um eine Überschreitung der Mittellinie, sondern um eine doppelt einseitige Reflexwirkung.

c. Regeneration im sympathischen Nervensystem.

Angesichts der durch die neueren Erfahrungen festgestellten Einschaltung von Ganglienzellen in die Leitungsbahn der sympathischen Nerven bietet die Untersuchung über die Regenerationserscheinungen im sympathischen Nervensystem ein besonderes Interesse dar.

Wie wir schon gesehen haben (II, S. 473), sind die im Halssympathicus verlaufenden und im Gangl. cerv. supr. unterbrochenen Nervenfasern bei ihrem Austritt aus dem Rückenmark nach ihrer verschiedenen Aufgabe in einem gewissen Grade geordnet. Wenn der Halssympathicus durchschnitten wird, tritt nach einiger Zeit wie bei allen anderen peripheren Nerven eine Regeneration ein. Untersucht man nun, nach stattgefundener Regeneration, die bei Reizung der einzelnen Rückenmarkswurzeln erscheinenden Wirkungen, so findet man, daß jede einzelne Wurzel meistens dieselben Wirkungen hervorruft, welche sie unter normalen Verhältnissen entfaltet, sowie daß die Reizung nach Vergiftung des Gangl. cerv. supr. mit Nikotin erfolglos bleibt. Hieraus folgt, daß die regenerierenden Nervenfasern wie normal im Gangl. cerv. supr. enden sowie daß in den meisten Fällen die präganglionären Nervenfasern bei ihrer Regeneration mit Zellen vereinigt werden, welche derselben Art sind wie diejenigen, mit welchen sie ursprünglich in Verbindung standen. Es scheint, daß die heranwachsenden Nervenfasern durch irgendeinen chemotropischen Einfluß gerade von bestimmten Zellen im Ganglion herangezogen werden (Langley).

Nach derselben Versuchsmethode hat Langley betreffend die Regeneration durchschnittener postganglionärer Nervenfasern gefunden, daß auch diese zum großen Teil nach ihren früheren Endorganen herauswachsen, sich aber zum Teil auch nach anderen begeben. Die Zeit bis zur vollständigen Regeneration scheint ziemlich lang zu sein (bei den gefäßverengenden Nerven des Hundes etwa 200 Tage, Kilvington und Osborne).

Wenn das Ganglion cerv. supr. selbst ausgeschnitten wird, bekommt der Halssympathicus seine Funktionen nicht wieder, was möglicherweise davon abhängt, daß die präganglionären Fasern nicht fähig sind, sich mit den peripheren Geweben direkt funktionell zu verbinden. Auch könnte man sich denken, daß der nutritive Einfluß der Ganglienzelle auf die Nervenfaser nur bis zu einer gewissen Länge derselben ausgeübt wird und also nicht genügt, um der Nervenfaser zu gestatten, weiter als bis zum eingeschalteten Ganglion herauszuwachsen. Zu bemerken ist indes, daß es Langendorff gelungen ist, auch nach Exstirpation des obersten Halsganglions Wiederherstellung der Sympathicusbahn zu beobachten und bei Reizung des Halssympathicus die typischen Phänomene am Auge zu erzielen. Auch Langley hat ein entsprechendes Resultat erhalten, aber nur wenn einige Ganglienzellen noch zurückgeblieben waren.

Endlich hat man beobachtet, daß eine kreuzweise Verbindung zentrifugaler Gehirn- und Rückenmarksnerven mit den präganglionären autonomen Nerven zustande gebracht werden kann (Langley), während eine Vereinigung zwischen jenen und den postganglionären Nerven, wie es scheint, nicht möglich ist.

Wenn der Darm durchschnitten und dann wieder zusammengenäht wird, können die bei der direkten Darmreizung auftretenden, charakteristischen Vorgänge (vgl. I, S. 415)

die durchschnittene Stelle anfangs nicht passieren. Nach genügend langer Zeit erscheinen sie aber wieder; wie die histologische Untersuchung der lädierten Stelle erweist, ist dies davon bedingt, daß neue Nervenfasern von dem einen in den anderen Abschnitt des Darmes hineingewachsen sind (MEEK).

d. Zentripetale Nerven im Sympathicus.

Wie schon bemerkt (II, S. 471), enthält das sympathische Nervensystem auch zentripetale Nerven, welche indes, wie es scheint, ihre trophischen Zentren nicht im Sympathicus, sondern in den Spinalganglien haben. Die Zahl der zentripetalen Fasern ist hier indes viel geringer als die der zentrifugalen; so hat LANGLEY nach der Degenerationsmethode gefunden, daß im Hypogastricus nur ein Zehntel sämtlicher Fasern zentripetal ist; im N. erigens beträgt die Zahl der zentripetalen Fasern ein Drittel.

Im sympathischen Nervensystem enthält jeder weiße Ramus zentripetale Nerven, wie daraus hervorgeht, daß die Reizung jedes solchen Astes reflektorische Bewegungen und Blutdruckschwankungen hervorruft.

Wie es scheint, versorgen diese Nerven fast ausschließlich die Brust- und Baucheingeweide und haben wahrscheinlich dasselbe Verbreitungsgebiet als die entsprechenden zentrifugalen Nerven. [Über den Anteil sympathischer Nerven bei den von den inneren Organen ausgelösten Schmerzempfindungen vgl. II, S. 109.]

Unter Umständen bedingen Krankheiten in den Eingeweiden Empfindlichkeit oder Schmerz in der Haut („referred pain“ der Engländer). Der Schmerz wird nach denjenigen Hautgebieten lokalisiert, welche ihre sensiblen Nerven von derselben Wurzel als das erkrankte Organ bekommen. Die vom letzteren zentripetalwärts abgegebenen Erregungen werden also in irgendeiner Weise, unter Vermittlung des Spinalganglions oder der Nervenzellen des Rückenmarks, auf die sensiblen Bahnen von der Haut übertragen.

Über die Reflexe durch die sympathischen Ganglien s. II, S. 346.

SECHSUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Physiologie der Zeugung und des Wachstums.

Erster Abschnitt.

Physiologie der Zeugung und der Geburt.

Eine sogar ziemlich oberflächliche Erörterung der wichtigsten mit der Physiologie der Zeugung und der Geburt zusammenhängenden Prinzipfragen, die sich ja auf die verschiedensten Zweige der Biologie beziehen, würde die für dieses Lehrbuch einzuhaltenden Grenzen weit überschreiten, weshalb ich in diesem Kapitel nur die vom speziell physiologischen Gesichtspunkte aus bedeutungsvollsten, bei dem Menschen und den höheren Tieren stattfindenden Verhältnisse darstellen werde.

Die Zeugung erfolgt bei den meisten Tieren durch den Zusammentritt zweier verschiedener geschlechtlicher Elemente, eines weiblichen und eines männlichen. Das weibliche Element ist das in dem Eierstock gebildete Ei, welches bei den Säugetieren im Jahre 1827 von Baer nachgewiesen wurde; das männliche Element stellen die in den Hoden gebildeten, von Leeuwenhoeck 1677 entdeckten Samenkörperchen, Spermatozoën, dar.

Bei den Säugetieren werden die Spermatozoën bei der Begattung in die Geschlechtsteile des weiblichen Individuums gebracht. Gelangt dann ein Ei zur Befruchtung, so entwickelt sich daraus im Körper des Weibes ein neues Individuum, welches nach erreichter Reife vom mütterlichen Körper herausgetrieben wird. Dieser Vorgang wird als Geburt (Partus) bezeichnet.

Bei der Geburt ist indes das neugeborene Individuum noch nicht so weit entwickelt, daß es sich durch die gewöhnliche Nahrung der betreffenden Tierart ernähren kann, sondern es muß noch eine Zeitlang seine Nahrung von der Mutter bekommen. Dies geschieht dadurch, daß nun die Milchdrüsen der Mutter in rege Tätigkeit treten und ein Sekret, die Milch, liefern, welches die für den Unterhalt des Neugeborenen notwendigen Nahrungsstoffe in richtiger Mischung enthält.

Die Physiologie der Zeugung, so wie wir sie hier begrenzen wollen, hat also die Verrichtungen der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane, die Begattung und Konzeption, sowie die Geburt und die Milchsekretion zu untersuchen.

§ 1. Die männlichen Geschlechtsorgane.

Diese sind: die Hoden, welche die Spermatozoën erzeugen; die akzessorischen Geschlechtsdrüsen (die Samenblasen, die Prostata und Gl. Cowperi), welche Sekrete liefern, die bei der Begattung der Samenflüssigkeit zugemischt werden; und das männliche Glied (Penis), welches die Einführung der Samenflüssigkeit in die weiblichen Geschlechtsorgane vermittelt.

a. Die Hoden.

Etwa im Alter von 15 Jahren tritt beim Manne die Geschlechtsreife (Pubertät) ein. Die Hoden fangen an, an Volumen zuzunehmen und Samenflüssigkeit abzusondern. Zu gleicher Zeit löst sich die Vorhaut von der Glans penis, und auch der übrige Körper erleidet wesentliche Veränderungen: die Knochen und Muskeln werden kräftiger (vgl. unten S. 500), der Kehlkopf nimmt an Größe zu, der Stimmwechsel (II, S. 180) tritt ein, usw.

Wenn die Hoden vor erreichter Geschlechtsreife entfernt werden (Kastration), so bleiben diese Veränderungen im Körper aus, was so deutlich als möglich bezeugt, daß sie gerade von den Hoden bedingt sind.

Auch der allgemeine Charakter des Individuums wird durch die Kastration in unzweideutiger Weise beeinflußt, wie am besten aus dem Vergleich zwischen dem zeugungsfähigen Stier und dem kastrierten Ochsen hervorgeht. Daraus folgt, daß das, wodurch das Individuum gerade als Mann gekennzeichnet wird, im wesentlichsten Zusammenhang mit den Hoden und ihrer Tätigkeit steht (vgl. auch I, S. 502).

Die Spermatozoën sind kleine, mit einem dicken Kopf und einem dünnen Schwanz versehene Körperchen, welche durch die peitschenartigen Bewegungen des Schwanzes selbständige Lokomotionen ausführen können. Die Geschwindigkeit ihrer translatorischen Bewegung ist ziemlich groß: 0.05 bis 0.15 mm in der Sekunde.

Die Spermatozoën werden durch eigentümliche Umwandlungen aus gewissen Zellen der Hoden gebildet (darüber siehe die Lehrbücher der Gewebelehre). Nach Lode finden sich in 1 k-mm menschlicher Samenflüssigkeit etwa 60000 Spermatozoën. Die Menge der in einer Ejakulation ausgegossenen Samenflüssigkeit kann auf etwa 3 kcm geschätzt werden: die Zahl aller in einem Ejakulate vorhandenen Spermatozoën würde demnach 180000000 betragen, was in Anbetracht der Tatsache, daß bei der Befruchtung nur ein einziges Spermatozoon in das Ei hineindringen darf, als ungeheuer groß bezeichnet werden muß.

Daß die Bildung der Spermatozoën zum Teil wenigstens vom Nervensystem unabhängig ist, folgt daraus, daß (beim Hahn) in die Bauchhöhle verpflanzte Hoden ein wirkliches Sperma erzeugen (Foges).

b. Die akzessorischen Geschlechtsdrüsen.

Daß diese Drüsen bei den Geschlechtsverrichtungen eine nicht ganz unwesentliche Rolle spielen dürften, geht daraus hervor, daß sie bei Kastraten verkümmern. Findet die Kastration vor der Geschlechtsreife statt, so gelangen sie überhaupt nicht zur Entwicklung.

Über Besonderheiten in den Verrichtungen der einzelnen Drüsen läßt sich zurzeit nichts sagen; die vergleichend-anatomischen Erfahrungen, laut welchen die relative Größe dieser Drüsen bei verschiedenen Tierarten beträchtlich schwankt, sprechen möglicherweise dafür, daß sie wesentlich eine gemeinsame Aufgabe haben.

Die sogen. Samenblasen, welche bei einigen Säugern ganz fehlen, während sie bei anderen stark entwickelt sind, bilden ein eigenes, bei verschiedenen Tierarten etwas verschiedenartiges Sekret, das beim Menschen zähklebrig ist und im Ejakulat in Form von gequollenen Sagokörnern erscheint, bis es sich bei der alsbald eintretenden Verflüssigung auflöst.

Im Inhalt der Samenblasen findet man in der Regel Spermatozoën in größerer oder geringerer Zahl, weshalb man vielfach geneigt gewesen ist, sie auch als ein Receptaculum für den Samen aufzufassen. Obgleich diese Auffassung von vielen Autoren, unter Hinweis darauf, daß die Spermatozoën durch die bei der Agonie stattfindenden Kontraktionen des Samenleiters in die Samenblasen hineingetrieben werden, entschieden bestritten worden ist, dürfte die Frage noch nicht als erledigt betrachtet werden können. Auch hat Königstein Beobachtungen mitgeteilt, aus welchen sich schließen läßt, daß die in die Samenblasen gelangten Spermatozoën, wenn sie nicht entleert werden, eine Reihe von Veränderungen erfahren, indem sie unter Verflüssigung und Körnchenbildung zugrunde gehen und wahrscheinlich dann resorbiert werden.

Die Prostata, welche bei einigen Säugetieren fehlt, bildet ein dünnflüssiges, etwas milchig getrübtes, schwach alkalisches Sekret, das Eiweißstoffe, aber kein Muzin enthält.

Wenn die Samenblasen allein oder im Verein mit der Prostata exstirpiert werden, so bleibt der Geschlechtstrieb ganz unverändert bestehen; auch die Begattung erfolgt in derselben Weise und mit derselben Häufigkeit wie beim normalen Tiere. Die Brunst und ihre Befriedigung sind also von diesen Drüsen ganz unabhängig. Dagegen leidet dabei die Zeugungsfähigkeit wesentliche Einbuße. Nach alleiniger Exstirpation der Samenblasen wird sie bei den weißen Ratten wenigstens in einem sehr hohen Grade herabgesetzt, nach Exstirpation von diesen und dem größten Teil der Prostata ganz aufgehoben.

Die akzessorischen Geschlechtsdrüsen sind also für die Entfaltung des Zeugungsvermögens absolut notwendig (Steinach).

Ihre wichtigste Aufgabe dürfte die sein, das Hodensekret zu verdünnen, was eine unerläßliche Bedingung für die Beweglichkeit der Spermatozoën darstellt. Im Hoden und im Kopf der Nebenhoden, wo die Flüssigkeit dick ist, sind die Spermatozoën unbeweglich. Wenn aber Samen aus dem Hoden mit physiologischer Kochsalz-

lösung oder einer anderen geeigneten Flüssigkeit (z. B. Ringers Lösung, vgl. I, S. 256) vermischt wird, erscheint eine lebhafte Bewegung an denjenigen Stellen, an welchen eine Mischung wirklich eingetreten ist. Auch bleiben die Spermatozoën in solchen künstlichen Lösungen ebenso lange und sogar länger als in den Sekreten der akzessorischen Geschlechtsdrüsen am Leben. Endlich ruft die Einspritzung eines in dieser Weise verdünnten Sperma in die Gebärmutter (Hund, Pferd, Kuh, Katze, Kaninchen, Meerschweinchen) eine Befruchtung hervor, und zwar mit ebenso großem Erfolg, als wenn die natürliche Samenflüssigkeit zu diesem Zwecke benutzt wird (Iwanoff).

Beim Meerschweinchen und anderen Nagern erstarrt das Sekret der Samenblasen, nachdem es in die Vagina gelangt ist, zu einem Pfropf, welcher das Abfließen des Samens verhindert. Diese Gerinnung wird durch die Einwirkung eines im Prostatasekret vorkommenden Enzyms hervorgerufen (Camus und Gley).

Das Sekret der Cowperschen Drüsen scheint Muzin zu enthalten und alkalisch zu reagieren. Nach Stilling würde es möglicherweise zur Beseitigung der nach der Harnentleerung zurückbleibenden, für die Spermatozoën schädlichen sauren Reaktion dienen. Auch bei der günstigen Einwirkung des Prostatasekretes auf die Spermatozoën spielt die alkalische Reaktion eine wichtige Rolle.

Die entleerte Samenflüssigkeit, welche ein Gemisch von dem eigentlichen Sperma und den Sekreten der akzessorischen Geschlechtsdrüsen darstellt, ist eine schwach milchige, eigenartig riechende, fadenziehende und klebrige Flüssigkeit von 1.027 bis 1.046 sp. Gew. Sie enthält etwa 90 Proz. Wasser; unter ihren festen Bestandteilen beträgt das Muzin 6 Proz., der Rest besteht aus Salzen, Eiweiß und Extraktivstoffen. Aus den Spermatozoën selbst sind vor allem verschiedene Nukleïnsäuren und Protamine dargestellt worden (vgl. I, S. 102, 104).

Die Samenleiter bekommen bei der Katze ihre motorischen Nerven von der (II.) III.—IV. (V.) Lumbalwurzel; diese Nerven haben etwa denselben peripheren Verlauf wie die Lumbalnerven der Blase (Langley und Anderson; vgl. I, S. 559).

Die Samenblasen erhalten (beim Meerschweinchen) sowohl motorische als auch sekretorische Nerven durch die NN. hypogastrici; die betreffenden Fasern treten im II.—IV. Lumbalnerven vom Rückenmark aus (Akutsu).

Betreffend die Innervation der Prostata geben Mislawsky und Bormann an, daß ihre sekretorischen Nerven in den NN. hypogastrici verlaufen, sowie daß ihre Muskulatur außerdem noch von den NN. erigentes versorgt wird.

c. Die Erektion und Ejakulation.

Bei der Begattung wird der Penis steif und dadurch geeignet, in die Vagina hineingeführt zu werden (Erektion). Durch Reibung an den Wänden der Vagina wird ein Reflex ausgelöst, durch welchen der Samen samt den Sekreten der akzessorischen Geschlechtsdrüsen in die weiblichen Geschlechtsteile ausgegossen wird (Ejakulation). Damit ist die Begattung beendet, der Penis wird wieder schlaff und aus der Vagina herausgezogen.

Die Erektion kommt dadurch zustande, daß die drei Schwellkörper des Penis durch Blut strotzend gefüllt werden, indem sich die zuführenden Arterien unter Einwirkung von vasodilatatorischen Nerven erweitern. Diese, von Eckhard entdeckten und später von Lovén u. a. näher studierten Nerven

(NN. erigentes) treten in den vorderen Wurzeln des I.—III. Sakralnerven vom Rückenmark heraus, vereinigen sich mit dem Plexus hypogastricus und verlaufen dann nach dem Penis (vgl. I, S. 331). Sie haben ihr Zentrum im untersten Teil des Rückenmarkes; nach Durchtrennung des Rückenmarkes zwischen dem Dorsal- und Lumbalteil, wie zwischen diesem und dem Sakralteil (L. R. Müller) kann die Erektion noch reflektorisch hervorgerufen werden (vgl. II, S. 352). Im Augenblick der Durchschneidung tritt beim Meerschweinchen wenigstens eine Erektion und Ejakulation ein (Spina).

Nach L. R. Müller kann (am Hunde) eine Erektion auch nach Exstirpation des Sakral- und des unteren Lumbalmarkes erscheinen; dies dürfte davon abhängig sein, daß die Fasern aus dem oberen Lumbalmarke nicht lediglich Gefäßverengerung, sondern unter Umständen durch Nachlassen des Tonus auch Gefäßerweiterung hervorrufen können.

Auch die höheren nervösen Zentren wirken auf die Erektion ein: durch elektrische Reizung des Halsmarkes, der Hirnbrücke und des Großhirnschenkels erzielte Eckhard bei Tieren Erektion. Daß vom Großhirn aus die Nervi erigentes in irgendeiner Weise erregt werden können, beweist die Tatsache, daß beim Menschen die Erektion oft durch bloße Vorstellungen erotischer Art, ohne jede körperliche Berührung hervorgerufen wird.

Die Reizung der NN. erigentes erhöht die durch die V. pudenda communis jenseits der Einmündung der Penisvenen ausfließende Blutmenge um achtmal derjenigen während der Erschlaffung des Penis gegenüber. Da die Erektion dennoch eintritt, muß jedenfalls die Blutzufuhr größer als der Abfluß sein. Bei der natürlichen Erektion werden außerdem die Venen des Gliedes durch Kontraktion der an der Harnröhre liegenden Muskulatur komprimiert und dadurch der Abfluß des Blutes aus dem Penis erschwert, was seinerseit die Stärke der Erektion noch erhöht. An sich bedingt dagegen die alleinige Kompression der Penisvenen keine Erektion.

Die Erektion steht selbstverständlich in einer sehr nahen Beziehung zu den Testes: indessen zeigt die Erfahrung sowohl an den Tieren als am Menschen, daß auch bei Kastraten eine Erektion möglich ist, wie ja auch der Geschlechtstrieb bei ihnen sich vorfinden kann.

Bei der Ejakulation wird die Samenflüssigkeit durch Kontraktionen des Samenleiters kräftig in die Harnröhre hineingetrieben, in der Richtung gegen die Pars membranacea urethrae. Der Zutritt zu der Harnblase wird hauptsächlich durch den Blasensphincter und durch die Kontraktion des M. prostaticus verhindert.

Die Ductus ejaculatorii münden auf der Höhe des Colliculus seminalis, und zwar können sie nach Polimanti unter Mitwirkung der Perinealmuskeln einen Druck von etwa 67 (Hund), bzw. 34 mm Hg (Kaninchen) entwickeln. Da die Mündungen der zahlreichen Ausführungsgänge der Prostata so angeordnet sind, daß sie ihr Sekret genau in der Richtung gegen jene entleeren, werden also zahlreiche Strahlen von Prostatasekret in den ausströmenden Samen hineingepreßt und beide Flüssigkeiten miteinander sehr gleichmäßig vermischt (Walker).

Aus der Urethra wird der Samen durch Kontraktion der MM. bulbo- und ischiocavernosus herausgetrieben; nach Walker soll auch der M. sphincter urethrae membranaceae dabei eine wesentliche Rolle spielen.

Die Ejakulation kann auch ohne Erektion stattfinden; am Meerschweinchen z. B., wenn man durch eine Sonde das Rückenmark zermalmt. Bei dem genannten Tiere fand Rémy auf der V. cava inferior in der Höhe der Nierenvenen ein kleines Ganglion, dessen elektrische Reizung, ohne Erektion, eine rasche Ejakulation bewirkte. Nach Durchschneidung des vom Ganglion ausgehenden Nerven sollen Erektion und Ejakulation, trotz beibehaltenem Geschlechtstrieb, nicht mehr möglich sein.

§ 2. Die weiblichen Geschlechtsorgane.

a. Die Eierstöcke und die Eileiter.

In der Eierstocksanlage bilden sich schon bei sehr frühen Stadien des intrauterinen Lebens die Ureier, welche sich bei weiterem Fortschritt der Entwicklung mit einer Schicht von Keimepithelzellen umgeben und so die Primärfollikel darstellen.

Aus diesen entwickeln sich die Graafschen Follikel in folgender Weise. Das Epithel, welches das Ei umgibt, beginnt zu wuchern und wird mehrschichtig. Zwischen beiden sammelt sich allmählich, teils durch Transsudation aus den umgebenden Gefäßen, teils durch Zerfall von Epithelzellen, eine gewisse Menge Flüssigkeit. Beim Menschen findet sich dieser Liquor follicularis nur in dem nach der Oberfläche des Ovariums liegenden Teil des Follikels vor. Im medialen Teil bildet das Epithel dagegen den Cumulus oophorus, welcher das Ei umschließt. Außen wird der Follikel von einem bindegewebigen Mantel, der Theca folliculi, umgeben.

Gleichzeitig wächst nun auch das Ei nebst seinem Kern (dem Keimbläschen) und Kernkörperchen (dem Keimfleck) heran und wird endlich von einer Membran, der vom Epithel abgesonderten Zona pellucida umgeben. Diese ist aber durch einen schmalen Raum von dem Eie getrennt.

Bei der weiteren Entwicklung des Eies wird vom Zentrum desselben an das Protoplasma in Dotterelemente umgewandelt, und schließlich bleibt vom Protoplasma nur eine dünne, peripher gelegene Schicht zurück, welche das selbständig bewegliche Keimbläschen umgibt.

Die Entwicklung der Primärfollikel zu Graafschen Follikeln findet schon vor der Geschlechtsreife, ja noch im Mutterleibe statt. Die Eier sind aber noch nicht konzeptionsfähig.

Konzeptionsfähig werden die Eier erst beim Eintritt der Geschlechtsreife, d. h. bei der Frau etwa um das 14. Lebensjahr. Die Eier sind jetzt etwa doppelt so groß wie vorher, haben einen Durchmesser von ungefähr 0.2 mm, und aus ihren Keimbläschen treten ein bis zwei Richtungskörperchen heraus.

Wenn der Follikel eine gewisse Größe erreicht hat, erscheint eine mächtige Wucherung in der inneren Schicht der Theca folliculi, die

Follikelflüssigkeit nimmt zu, und unter Zugrundegehen von Follikelepithelien kommt der reife Follikel zum Durchbruch, und das Ei tritt heraus. Der geplatzte Follikel füllt sich provisorisch mit Blut; um dasselbe herum bildet sich aus den mächtig wuchernden Epithelzellen des Follikels (die Luteïnzellen) eine gelbliche Rinde, und statt des Graafschen Follikels haben wir nun ein Corpus luteum, bei dessen Bau noch das hineinwachsende Bindegewebe aus der Umgebung beteiligt ist.

Die roten Blutkörperchen im Zentrum des gelben Körpers verschwinden rasch; allmählich gehen auch die Luteïnzellen verloren, die übrigbleibenden Bindegewebemassen schrumpfen zusammen, und schließlich verschwindet das fremdartig aussehende Bindegewebe ganz.

Solange das Corpus luteum noch nicht atrophiert ist, scheint es als eine Drüse mit innerer Sekretion tätig zu sein, und zwar würde das dabei abgegebene Sekret für die Befestigung des Eies an der Uterusschleimhaut (L. Fraenkel), wie für die Ausbildung der Milchdrüse eine große Bedeutung haben (vgl. unten S. 486 und 495); auch soll es das Platzen der Eifollikel bei Tieren, wo dies auch außerhalb der Begattung erfolgt, hemmen usw. Die Ansicht der verschiedenen Autoren, welche diese Frage bearbeitet haben, sind indessen untereinander noch sehr abweichend.

Das Ei gelangt also in die Bauchhöhle und soll in die Tuba Faloppii hineinkommen, um in dieser weiter nach dem Uterus befördert zu werden.

Die abdominale Öffnung der Tuba ist von den Fimbrien umgeben, unter welchen eine, die Fimbria ovarica, sich mehr oder weniger nahe gegen das Ovarium erstreckt. Der Zwischenraum zwischen diesem und der Fimbria ovarica bildet eine Rinne und ist wie die Fimbrien und die Tubaschleimhaut von Flimmerepithel bekleidet, welches in der Richtung nach der Tuba schlägt. Der durch dieses Flimmern in den umgebenden kapillaren Räumen zwischen den Eingeweiden erzeugte Strom spielt wahrscheinlich bei der Fortleitung des in die Bauchhöhle entleerten Eies eine hervorragende Rolle. Wesentlich wird diese Stromerzeugung durch die eigentümliche Lage der Tuben unterstützt, wodurch gewissermaßen eine gegen die Bauchhöhle hin abgeschlossene Tasche um die Eierstöcke gebildet wird.

In der Tuba wird das Ei durch die Bewegungen der Flimmerhaare gegen den Uterus verschoben. Diese Wanderung, bei welcher die vom Cumulus oophorus am Ei zurückgebliebenen Reste abgestreift werden, soll etwa drei Tage dauern.

Es ist wahrscheinlich, daß unter den aus den Eierstöcken herausgetretenen Eiern zahlreiche nie in die Tuba hineinkommen, sondern in der Bauchhöhle verloren gehen.

Über den Zeitpunkt der Lösung des geschlechtsreifen Eies vom Eierstock gehen die Ansichten sehr auseinander, und eine bestimmte Entscheidung ist noch nicht gegeben worden. Einige Autoren stellen sich vor, daß dies nur im Zusammenhang mit der Menstruation (vor oder nach derselben) stattfindet, andere dagegen, daß die Eilösung viel öfter, sogar im Anschluß an jede Begattung erfolgt. Keinesfalls ist

aber die Eilösung von der Menstruation abhängig, denn sie wird sowohl bei vorhandener Amenorrhöe wie nach Totalexstirpation der Gebärmutter beobachtet, wie auch die Entwicklung der Eierstöcke bei Abwesenheit des Uterus sich ganz normal vollzieht.

b. Die Gebärmutter.

Die Gebärmutter, Uterus, ist ein hohles Organ, welches dazu dient, das befruchtete Ei bis zur Reife des Fötus zu beherbergen, und die Zufuhr von Nahrung zu ihm zu besorgen. Die Wand der Gebärmutter besteht außen aus vielfach durcheinander verflochtenen glatten Muskelfasern und innen aus einer Schleimhaut mit flimmerndem Epithel, von welchem aus Einstülpungen bis in die Muskelschicht hineindringen. Die Zilien des Epithels schlagen in der Richtung von oben nach unten, vom Fundus nach dem inneren Muttermund.

Neuerdings gibt Beiling an, daß das Oberflächenepithel des Uterus für gewöhnlich keine Zilien besitzt, und stellt sich vor, daß diese vielmehr nur während der Brunst auftreten, um dann wieder zu verschwinden. Nach demselben Autor wird Schleim nur in den Zellen des Oberflächenepithels des Zervikalkanals gebildet; die Uterindrüsen selber produzieren keinen Schleim.

Unter allen Organen des Körpers zeichnet sich die Gebärmutter in hohem Grade dadurch aus, daß hier unter völlig normalen Verhältnissen sehr bedeutende Gewebsveränderungen stattfinden. Diese hängen teils mit der Menstruation, teils mit der Gravidität zusammen.

Als Menstruation bezeichnet man eine bei geschlechtsreifen Frauen in Perioden von etwa 28 Tagen wiederkommende Blutung aus dem Uterus. Diese erscheint beim Eintritt der Geschlechtsreife, also etwa um das 14. Lebensjahr, und stellt das äußere Zeichen derselben dar. Die Menge des Menstrualblutes wird auf etwa 100—200 ccm geschätzt. Es kommen indes vielfache Variationen in dieser Hinsicht vor.

Man stellte sich lange vor, daß die Menstruation durch eine nervöse Einwirkung von den Ovarien auf den Uterus ausgelöst würde. Demgegenüber läßt sich aber bemerken, daß die Menstruation bei Affen bestehen kann, auch wenn die Ovarien von ihrem normalen Ort anderswohin verpflanzt und also alle nervösen Verbindungen zwischen ihnen und dem Uterus gelöst werden (Halban); es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß hier eine innere Sekretion die wesentliche Rolle spielt (vgl. I, S. 503). — Auch für den Unterhalt der normalen Beschaffenheit des Uterus ist die innere Sekretion der Ovarien wichtig: nach der Kastration atrophiiert der Uterus; er behält aber seine normale Beschaffenheit an Tieren, bei denen eine Ovarienverpflanzung mit Erfolg stattgefunden hat (Marshall und Jolly).

Wie beim Manne macht sich auch bei der Frau die Pubertät durch andere Veränderungen im Körper geltend: die Milchdrüsen nehmen an Umfang zu, die Gestalt verliert die kindliche Zartheit und wird, durch subkutane Fettablagerung, voller, usw. Auch bei der Frau ruft die Kastration (Exstirpation der Ovarien) eine Reihe von mehr oder minder scharf ausgeprägten Veränderungen hervor (vgl. I, S. 503).

Etwa im Alter von 45—50 Jahren hört die Menstruation allmählich auf, und die Frau hat nunmehr ihre Zeugungsfähigkeit verloren. Dieses Alter wird als Climacterium bezeichnet.

Fünf bis zehn Tage vor dem Eintritt der monatlichen Blutung werden die Gefäße der Uterusschleimhaut erweitert, diese selbst wird geschwollen, und in ihren oberen Schichten tritt eine Epithelwucherung auf. Dann erfolgt im subepithelialen Gewebe eine Blutung, welche teils durch Berstung der Gefäße, teils durch Austritt von roten Blutkörperchen aus ihnen bedingt ist. Die Nutrition der Schleimhaut wird dadurch herabgesetzt, und infolgedessen ihre oberflächlichste Schicht in größerem oder geringerem Umfange abgestoßen (Decidua menstrualis).

Die Menstruation dauert etwa 4 Tage, der Restitutionsprozeß, welcher von dem zurückgebliebenen Epithel und dessen Einstülpungen ausgeht, etwa 5—10 Tage. Monatlich ist also die Gebärmutter während 14—24 Tagen Sitz sehr bedeutender Gewebsveränderungen.

Die physiologische Bedeutung der Menstruation dürfte aller Wahrscheinlichkeit nach darin liegen, die Uterusschleimhaut für die Aufnahme des befruchteten Eies vorzubereiten.

Wie die übrige Schleimhaut der Gebärmutter trägt auch die der Cervix ein flimmerndes Epithel, dessen Einstülpungen, die Zervikaldrüsen, einen klaren, zähen Schleim absondern. Ein von diesen entstammender Schleimpfropf füllt stets während der Schwangerschaft den Zervikalkanal aus.

Bei Greisinnen, bei welchen keine Eibildung mehr erfolgt, schrumpft die Uterusschleimhaut, das Bindegewebe nimmt dagegen an Umfang zu, die Cervixdrüsen gehen zugrunde, und das Epithel wirft die Flimmerhaare ab.

c. Die Schwangerschaft und die Geburt.

Die Spermatozoën sind selbständig beweglich und können große Strecken zurücklegen. Wegen ihrer positiven Chemotaxis in bezug auf das Sekret der Uterus- und Tubarschleimhaut (vgl. I, S. 72) dringen sie dort hinein; ihre rheotaktische Eigenschaft veranlaßt sie, in den Tuben ovarialwärts zu wandern (vgl. I, S. 74).

In Berührung mit dem Eie gelangt, dringt das Spermatozoon in dasselbe hinein, wobei auch die Thigmotaxis möglicherweise eine Rolle spielt (vgl. I, S. 75). Im Eie ruft es dann diejenigen Veränderungen hervor, welche es diesem möglich machen, sich zu einem neuen Individuum zu entwickeln. Damit die Entwicklung ungestört fortgehen soll, darf indes nur ein einziges Spermatozoon in das Ei hineinkommen.

Wenn ein also befruchtetes Ei vorhanden ist, so bleibt die Menstruation aus: das Ei setzt sich in der Uterusschleimhaut fest und wird vom wuchernden Epithel umwachsen. Derjenige Teil der Uterusschleimhaut, wo sich das Ei einpflanzt, heißt Decidua vera, derjenige aber, welcher das Ei umwächst und einschließt, Decidua reflexa.

Nach L. Loeb wirkt das Ei rein mechanisch, wie ein Schnitt, auslösend auf die Deciduabildung; damit dies eintreffen mag, muß aber die Gebärmutter vorher durch eine im Ovarium wahrscheinlich vom Corpus luteum sezernierte Substanz präpariert sein, und nach vorheriger Exstirpation der beiden Eierstöcke kann der sonst wirksame mechanische Reiz keine Deciduabildung mehr hervorrufen.

Das für seine Ernährung notwendige Material bekommt das Ei von der Mutter durch die Placenta. — Je nachdem sich das Ei vergrößert, nimmt auch die Gebärmutter an Größe zu, so daß ihre Höhle, die früher nur etwa 2—5 kcm betrug, am Ende der Schwangerschaft ein Volumen von 5000—7000 kcm erreicht.

Diese kolossale Entwicklung des Uterus ruft wunderbar geringe Veränderungen im Gesamtorganismus hervor, und als bleibende Veränderungen erscheinen eigentlich nur die durch die übermäßige Dehnung der Bauchwandungen hervorgerufenen subkutanen Risse, welche das unfehlbare Zeichen einer durchgemachten Gravidität darstellen, sowie die anatomischen Veränderungen des Uterus, worüber Näheres in den geburtshilflichen Lehrbüchern.

Die Schwangerschaft dauert 10 Menstruationsperioden, d. h. etwa 280 Tage, und dann tritt die Geburt ein.

Die Geburt bezweckt, durch kräftige Kontraktionen des Uterus, welche von Kontraktionen der Bauchpresse, d. h. gleichzeitigen Zusammenziehungen des Zwerchfells und der Bauchmuskeln wesentlich unterstützt werden, das reife Kind aus der Höhle der Gebärmutter herauszutreiben. Zu diesem Zwecke wird zuerst die Cervix gegen das im Uterus liegende Ei nach allen Seiten gezogen, bis der Muttermund verstreicht, d. h. so erweitert wird, daß das Kind durch ihn herausgepreßt werden kann. Dieser Abschnitt der Geburt heißt die Eröffnungsperiode; der nun folgende bis zu vollbrachter Geburt die Austreibungsperiode. Jene dauert bei Erstgebärenden etwa 12 Stunden, bei Mehrgebärenden etwa 6 Stunden; die Länge der Austreibungsperiode wird auf 2 Stunden veranschlagt. Indes kommen sehr beträchtliche Schwankungen in der Dauer der Geburt vor.

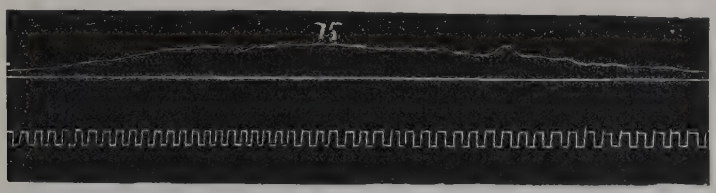
Die Kontraktionen der Gebärmutter, welche sehr schmerzhaft sind und daher als Wehen bezeichnet werden, finden nicht ununterbrochen, sondern in gewissen Intervallen, Wehenpausen, statt.

Die Dauer dieser Intervalle ist im Anfang der Eröffnungsperiode am größten, wird in ihrer Mitte geringer und erreicht am Ende der Eröffnungsperiode sowie während der Austreibungsperiode ihr Minimum (kleiner als 100 Sek.). Durch lange und starke Wehen wird die Dauer der Wehenpausen vorübergehend verlängert.

Dagegen ist die Dauer der Wehen während der früheren Stadien der Geburt kleiner und erreicht während des letzten Stadiums ihr Maximum.

Während der Wehenpausen ist der intrauterine Druck, über welchen wir Beobachtungen von Schatz, Polallion, Westermark u. a. besitzen, bei einer und derselben Gebärenden unverändert, solange das Volumen des

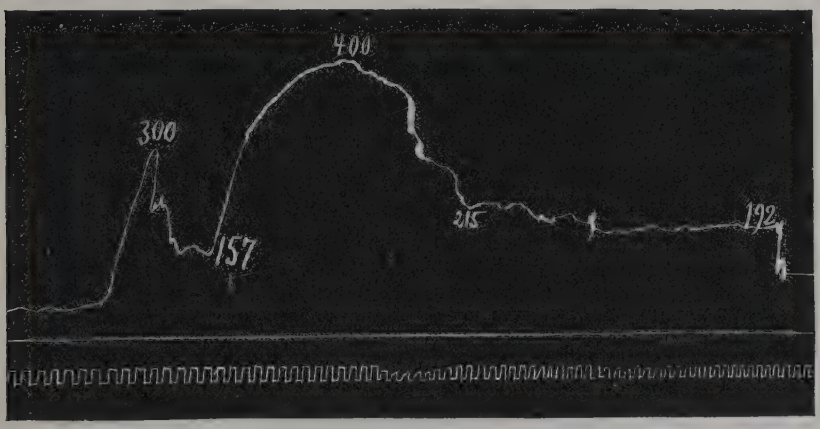
Uterusinhaltes sich nicht verändert. Seiner Größe nach variiert er in verschiedenen Fällen ziemlich beträchtlich (zwischen 20 und 72 mm Hg). Beim Sprung der Eihäute findet eine Volumenabnahme des Uterusinhaltes statt, wodurch eine Abnahme des Druckes bei der nächstfolgenden Wehenpause bedingt wird. Nach dieser Druckabnahme tendiert der Druck, während der folgenden Wehenpausen auf seinen früheren Wert anzusteigen. Jedoch



Figur 200. Normale Wehenkurve, nach Westermark. Von links nach rechts zu lesen.

wird dieser Wert nur selten erreicht, teils weil Fruchtwasser in kleinerer oder größerer Menge während der nach dem Sprung der Eihäute stattfindenden Wehen abgeht, teils weil das Kind tiefer in das Becken hinabdringt und also das Volumen des Uterusinhaltes bei jeder Wehe abnimmt.

Während der Wehen steigt die intrauterine Druckkurve zuerst langsam, dann ziemlich schnell und endlich wieder langsam zum Maximum hinauf.



Figur 201. Die letzte Wehe, nach Westermark. Die hohen Erhebungen der Kurve stellen die Wirkung der Bauchpresse dar. Von links nach rechts zu lesen.

Während durchschnittlich 8 Sekunden bleibt sie auf diesem Maximum und sinkt danach zuerst langsam, dann während 5—25 Sekunden schneller und zuletzt äußerst langsam herab (vgl. Fig. 200).

Der während der Wehen erreichte maximale Druck steigt unabhängig von der Beteiligung der Bauchpresse im Verlauf der Geburt und erreicht am Ende derselben sein Maximum. Das Druckmaximum betrug unter 587

von Westermark ausgeführten Bestimmungen im Minimum 20, im Maximum 220 und im Mittel 109 mm Hg.

Durch Beteiligung der Bauchpresse können indes viel beträchtlichere Druckwerte erhalten werden. Besonders ist dies während der letzten Austreibungswehe der Fall, wo Druckwerte bis zu 400 mm Hg beobachtet worden sind (Fig. 201).

Was den Mechanismus der Geburt sonst betrifft, vgl. die geburtshilflichen Lehrbücher.

Kurze Zeit nach der Geburt des Kindes löst sich die Placenta und wird mit den Eihäuten aus dem Uterus herausgetrieben (Nachgeburt). Die anfangs starke Blutung wird durch kräftige Kontraktion der Gebärmuttermuskulatur gestillt. Dann geht die Gebärmutter allmählich zu ihrer früheren Größe zurück, die Schleimhaut wird regeneriert, die Muskelfasern nehmen an Länge und Breite ab; damit ist während etwa zwei Wochen ein schleimiger, anfangs bluthaltiger Ausfluß (Lochien) verbunden. Nach etwa zwei Monaten ist die Regeneration vollendet. Die erste Menstruation tritt indes viel später, etwa nach zehn Monaten ein, in der Regel erst, wenn die Milchsekretion aufgehört hat (vgl. § 3).

d. Die Innervation der weiblichen Geschlechtsorgane.

Die experimentell-physiologischen Angaben über die Innervation des Uterus gehen sehr auseinander. Während einige Autoren angeben, daß die Ringmuskelfasern von den NN. erigentes und die Längsmuskeln von den Hypogastrici innerviert werden, sind Langley und Anderson zu dem Schlusse gelangt, daß (beim Kaninchen und bei der Katze) nur die Lumbalnerven motorische Fasern nach dem Uterus führen und daß diese sowohl die Längs- als die Ringmuskulatur versorgen. Die Wirkung der einseitigen Reizung erstreckt sich hauptsächlich auf die Muskeln der gleichen Seite. Nach Cushny enthalten die Hypogastrici auch hemmende Fasern für den Uterus, und zwar scheinen diese bei jungfräulichen Tieren verhältnismäßig stärker ausgebildet zu sein.

Beim Menschen beschreibt Nagel die Uterusnerven in folgender Weise. Die Nerven des Uterus stammen teils aus dem Plexus hypogastricus, teils aus den Sakralnerven. Ersterer nimmt Fäden aus dem III. Sakralnerven auf und sendet einen Zweig zum Ureter. Sodann begibt er sich zu dem Zervikalganglion (Plexus utero-vaginalis), welches in der Nähe des seitlichen Scheidengewölbes liegt.

Außer diesem, welches Zweige aus dem IV. Sakralnerven aufnimmt und auch mit dem N. haemorrhoidalis in Verbindung steht, finden sich noch in der Umgebung des Ureters zwei andere Ganglien (Plexus vesicalis); die drei Ganglien stehen miteinander in Verbindung und schicken Zweige zum Uterus, zur Vagina usw. Der größte Teil der Gebärmutternerven stammt aus diesen Ganglien; ein kleiner Teil der Uterusnerven geht indes direkt vom Plexus hypogastricus ab.

Die Nerven des Eierstockes stammen aus dem Plexus renalis und aus dem unteren Abschnitt des Plexus aorticus abdominalis.

Das die Vagina umgebende Nervengeflecht stammt aus den Zervikal- und Vesikalganglien, es nimmt aber auch Fäden aus dem III. und IV. Sakralnerven auf.

Durch Reizung verschiedener Teile des zentralen Nervensystems (Lendenmark, Kopfmark, vordere Hälfte des Sehhügels, Großhirnrinde, etwa der motorischen Zone entsprechend) hat man Bewegungen der Gebärmutter hervorrufen können. Indes kontrahiert sich auch der vom Körper ausgeschnittene Uterus spontan in einem gewissen Rhythmus, und der Geburtsakt kann in vollkommen normaler Weise sogar in dem Falle stattfinden, wenn sämtliche Uterusnerven zerstört sind (Rein) oder der ganze untere Abschnitt des Rückenmarkes exstirpiert ist (Goltz und Ewald, vgl. II, S. 345). Das zentrale Nervensystem spielt also für die Bewegungen der Gebärmutter nur eine verhältnismäßig untergeordnete Rolle.

Nach Keilmann und Knüpffer soll die Geburt eintreten, sobald die Cervix bis zu dem Cervixganglion entfaltet ist, wodurch ein Druck auf dasselbe ausgeübt wird. Jedoch gibt Rein an, daß (beim Hunde) auch nach Exstirpation dieses Ganglions der Partus erfolgt.

§ 3. Die Milchsekretion.

Das neugeborene Kind ist noch lange nicht so weit entwickelt, daß es selbst seine Nahrung aufsuchen und aufnehmen könnte. Auch seine Verdauungsorgane vermögen es nicht, die gewöhnliche gemischte Kost zu bewältigen, und die Mutter muß daher noch monatelang in ihrem Körper die Nahrung des Kindes bereiten. Dies geschieht durch die Tätigkeit der Milchdrüsen, welche die Milch bilden und absondern.

a. Die Milch.

Die Milch stellt die natürliche Nahrung des Kindes dar und enthält also in richtigem gegenseitigem Verhältnis alle die Nahrungsstoffe, welche der kindliche Körper für seinen Unterhalt und seine Entwicklung nötig hat. In der Milch finden sich also Eiweißstoffe, Fett, Kohlehydrate und mineralische Substanzen.

Die Milch ist, hauptsächlich wegen der zahlreichen in ihr suspendierten Fettkügelchen, undurchsichtig, hat eine gegen Lackmus amphotere Reaktion und gerinnt nicht beim Kochen, sondern es bildet sich nur auf ihrer Oberfläche ein aus koaguliertem Kaseïn und Kalksalzen bestehendes Häutchen. Unter der Einwirkung von gewissen Mikroorganismen wird sie durch Verwandlung des Milchzuckers in Milchsäure sauer; wenn diese in genügender Menge gebildet ist, gerinnt die Milch bei Zimmertemperatur spontan zu einer festen Masse.

Das spezifische Gewicht der Kuhmilch beträgt etwa 1.028—1.035, das der Frauenmilch 1.026—1.036; bei der Kuhmilch ist die Gefrierpunkterniedrigung durchschnittlich etwa 0.525° C und der osmotische Druck 7.20 Atm. Die Verbrennungswärme der in 1 l Kuhmilch enthaltenen brennbaren Stoffe ist im Mittel 788 Kal. (Poda).

Die Viskosität der Frauenmilch nimmt bis zum 2., bzw. 3. Monat der Laktation ab, um hierauf wieder ein wenig zu steigen. Diese Veränderung verläuft der Änderung

der Kaseïnkonzentration parallel und ist meistens nur von ihr abhängig (Kreidl und Lenk).

Unter den Eiweißstoffen der Milch finden wir in geringer Menge das Laktoglobulin und das Laktalbumin, welche nach Bauer und Engel mit den entsprechenden Eiweißkörpern im Blutserum identisch sind, sowie vor allem das Kaseïn, welches die wichtigste Eiweißsubstanz der Milch darstellt. Die Kuhmilch enthält im Mittel etwa 3 Prozent Kaseïn und 0.5 Prozent andere Eiweißstoffe.

Das Kaseïn der Kuhmilch ist ein Nukleoalbumin (vgl. I, S. 101), welches sich vor allem dadurch charakterisiert, daß es durch die Einwirkung des Labenzyms gerinnt (darüber vgl. I, S. 356). In trockenem Zustande bildet es ein feines weißes Pulver. Es ist in Wasser unlöslich und in Lösungen der gewöhnlichen Neutralsalze sehr schwer löslich, leichtlöslich aber im Wasser mit Zusatz einer sehr geringen Menge Alkali, sowie bei Anwesenheit von Calciumkarbonat, aus welchem das Kaseïn die Kohlensäure austreibt und also als eine Säure wirkt. Seine Lösungen gerinnen nicht beim Kochen und werden von Magnesiumsulfat, Metallsalzen, Mineralsäuren in Überschuß gefällt.

Durch Kochen sterilisierte Milch gerinnt bei Zusatz von Lab nur dann, wenn die Gefäße oder das Lab selbst nicht sterilisiert wird. Bei höherer Azidität gelingt es indessen auch unter sterilen Bedingungen gekochte sterile Milch zur Labung zu bringen (Kreidl und Lenk).

In der Kuhmilch kommt das Kaseïn, wie Kreidl und Neumann unter Anwendung des Ultramikroskops nachgewiesen haben, in Form von feinsten, in molekularer Bewegung befindlichen Teilchen vor. Unter dem Einfluß von Lab oder Säure verkleben sie sich und treten allmählich in immer größerer Menge zusammen, bis sich schließlich größere Häufchen bilden, und die für die Kuhmilch charakteristischen derben, zusammenhängenden Massen entstehen.

Dagegen lassen sich in der Frauenmilch solche Teilchen gar nicht oder höchstens in sehr geringer Menge nachweisen — das Kaseïn muß also dort in Lösung vorkommen; verschiedene Umstände scheinen auch dafür zu sprechen, daß das Frauenkaseïn eine Verbindung von einem dem Kuhkaseïn ähnlichen Nukleoalbumin mit einem basischen Eiweißkörper, vielleicht einem Histon oder Protamin ist (Kobrak).

Bis in die letzte Zeit ist vielfach angenommen worden, daß die Frauenmilch nur durch Zusatz von Säure einen Niederschlag bildet und unter dem Einfluß des Labenzyms überhaupt gar nicht gerinnt. Demgegenüber haben aber Kreidl und Neumann gezeigt, daß das Kaseïn durch Labzusatz auch in der Frauenmilch in Form von ultramikroskopischen Teilchen ausfällt, und daß diese dann durch Ansäuerung zu größeren Verbänden zusammentreten. Es würde also hier im Vergleich mit der Kuhmilch nur der Unterschied bestehen, daß bei letzterer die Gerinnung durch Lab ohne Zusatz von Säure erfolgt, während bei der Frauenmilch das Labenzym allein für sich das Kaseïn nur bis zu der Stufe der ultramikroskopisch sichtbaren Teilchen bringt.

Andere Versuche haben ergeben, daß die Gerinnung der Frauenmilch durch gewisse Säuren, wie Salz-, Milch-, Oxal- und Schwefelsäure, an eine ganz bestimmte optimale Azidität (etwa 4 bis 3 ccm $n/_{10}$ Säure für 10 ccm Milch) gebunden ist (Bienenfeld, Engel), sowie daß die Gerinnung unter der gleichzeitigen Einwirkung der Säure und des Labs schneller eintritt und von dem Aziditätsgrade mehr unabhängig ist (Engel) als unter dem Einfluß der Säure allein.

In der Frauenmilch hat man ferner eine sehr schwefelreiche und verhältnismäßig kohlenstoffarme Proteïnsubstanz (Opalisin, Wroblewsky) gefunden, welche in der Kuhmilch nur in geringer Menge vorkommt.

Endlich ist eine von Olson aus der Milch isolierte Eiweißsubstanz mit 18.9 Proz. Stickstoff zu erwähnen, die möglicherweise unter dem Einfluß der Milchbakterien gebildet worden ist.

Das Fett der Milch kommt in Form von kleinen Kügelchen vor. Lange Zeit glaubte man mit Ascherson, daß diese von einer Eiweißmembran (Haptogenmembran) umgeben wären; nach neueren Ermittelungen schien dies indessen nicht der Fall zu sein, sondern das Zusammenfließen der Milchkügelchen würde durch die Oberflächenspannung der in der Milch vorhandenen Bestandteile von verschiedenem spezifischem Gewicht verhütet oder auch dadurch, daß sich die Kügelchen durch molekulare Attraktion mit einer Schicht von Kaseïn- oder Eiweißlösung umgeben, verhindert werden. Die frühere Ansicht wird indes in der letzten Zeit wieder vertreten, und Völtz gibt ganz bestimmt an, daß die Milchkügelchen Hüllen mit festen Substanzen, wahrscheinlich wirklich feste Membranen, besitzen. Diese Hüllen, deren Menge pro Liter im Mittel 0.28 g beträgt, enthalten durchschnittlich etwa 80 Proz. Eiweiß, 13 Proz. N-freie organische Substanz und 6.6 Proz. Asche (2 Proz. Ca und 0.07 Proz. P) (Bredenberg).

In verschiedenen Milchproben variiert die Fettmenge ziemlich viel, und in einer und derselben Probe findet man Kügelchen von sehr verschiedener Größe. In frischer Kuhmilch schwankt nach Bohr ihr Durchmesser zwischen 0.0063 und 0.00014 mm, und ihre Volumina variieren zwischen 0.0000000374 und 0.000000000989 cmm. In zwanzig von Bohr ausgeführten Zählungen betrug die Zahl aller größeren und kleineren Kügelchen 2700000—11400000 pro 1 cmm.

In der Frauenmilch sind die Fettkügelchen größer, ihre Zahl aber geringer als in der Kuhmilch.

Das Milchfett (Butter) besteht zum größten Teil aus Palmitin und Oleïn. Außerdem finden sich dort als Triglyzeride kleine Mengen von Stearinsäure, Myristinsäure, Butter- und Kapronsäure usw. Der Schmelzpunkt des Fettes in der Frauenmilch ist 34°, der Erstarrungspunkt 20° C, und das spezifische Gewicht etwa 0.966.

Das wichtigste Kohlehydrat der Milch ist der Milchzucker (vgl. I, S. 109).

Betreffend die mineralischen Bestandteile der Milch hat Bunge bei Hunden und Kaninchen die sehr bemerkenswerte Beobachtung gemacht, daß sie dort in derselben relativen Menge wie in der Asche des neugeborenen Tieres vorkommen, während die prozentige Zusammensetzung der Asche des Blutes und des Blutserums eine ganz andere ist (vgl. folgende Tabelle).

100 Teile Asche enthalten:	Saugender Hund	Hundemilch	Hundeblut	Hundeblutserum	Junges Kaninchen	Kaninchenmilch
K_2O	8.5	10.7	3.1	2.4	10.8	10.1
Na_2O	8.2	6.1	45.6	52.1	6.0	7.9
CaO	35.8	34.4	0.9	2.1	35.0	35.7
MgO	1.6	1.5	0.4	0.5	2.2	2.2
Fe_2O_3	0.34	0.14	9.4	0.12	0.23	0.08
P_2O_5	39.8	37.5	13.2	5.9	41.9	39.9
Cl	7.3	12.4	35.6	47.6	4.9	5.4

Beim menschlichen Säugling vermissen wir aber diese Übereinstimmung, wie aus der folgenden Zusammenstellung einiger hierhergehöriger Beobachtungen von de Lange, Hugonenq und Söldner hervorgeht.

	Säugling				Frauenmilch
100 Teile Asche enthalten:	Söldner I	Söldner II	Hugonenq	de Lange	Mittelzahlen
K_2O	8.9	6.8	6.2	6.5	30.1
Na_2O	10.0	8.3	8.1	8.8	14.8
CaO	33.5	38.7	40.5	38.9	15.6
MgO	1.3	0.6	1.5	1.4	2.8
Fe_2O_3	1.0	0.7	0.4	1.7	0.5
P_2O_5	37.7	40.2	35.3	37.6	16.3
Cl	8.8	6.6	4.3	6.3	20.1

Angesichts dieses auffallenden Unterschiedes weist Bunge darauf hin, daß die Zusammensetzung der Milchasche mit der der Säuglingsasche um so mehr übereinstimmen muß, je schneller das Tier nach der Geburt an Körpergewicht zunimmt, denn nur hierdurch wird es dem heranwachsenden Tier möglich, mit der ihm zugeführten Nahrung alles in richtiger Proportion zu bekommen, dessen es für den Aufbau seiner Körpermasse bedarf. Bei dem nur langsam wachsenden menschlichen Säugling ist eine derartige Übereinstimmung nicht notwendig; hier kommt dagegen die Bedeutung der Aschebestandteile für die normale Zusammensetzung des Harns in erster Linie in Betracht. Daher enthält die Frauenmilch verhältnismäßig mehr Chloralkalien als die Hunde- und Kaninchenmilch.

Eine Stütze dieser Auffassung findet Bunge darin, daß der prozentige Gehalt der Milch an gewebsbildenden Substanzen, Eiweiß und Asche (Kalk und Phosphorsäure), bei rascher wachsenden Tieren größer ist als bei langsam wachsenden. Als Illustration dieses Verhaltens möge folgende Tabelle dienen:

Zeit der Verdoppelung des Körpergewichtes vom neugeborenen Tiere; Tage		100 Gewichtsteile Milch enthalten:			
		Eiweiß	Asche	Kalk	Phosphorsäure
Mensch	180	1.6	0.2	0.033	0.047
Pferd	60	2.0	0.4	0.124	0.131
Rind	47	3.5	0.7	0.160	0.197
Ziege	22	3.7	0.8	0.197	0.284
Schaf	15	4.9	0.8	0.245	0.293
Schwein	14	5.2	0.8	0.249	0.308
Hund	9	7.4	1.3	0.455	0.508
Kaninchen	6	10.4	2.5	0.891	0.997

Die Milch enthält außerdem Kohlensäure (etwa 10 Proz.); verschiedene Zersetzungsprodukte (Harnstoff, Kreatin, Kreatinin, Ammoniak), Lezithin, Cholesterin usw.; Enzyme verschiedener Art (glykolytische, saccharifizierende, fettspaltende, eiweißverdauende, Katalase usw.), welche bei verschiedenen Milcharten in verschiedener Menge vorkommen. Die Enzymwirkungen der Milch, die wohl zum Teil wenigstens von den daselbst vorkommenden Bakterien herrühren, können möglicherweise bei der Verdauung der Milch eine nicht unwesentliche Rolle spielen, und die Verdauungsstörungen, die nach Kochen der Milch bei kleinen Kindern zuweilen auftreten, sind vielleicht gerade durch den Ausfall dieser Enzyme bedingt. — Auch werden verschiedene in den Körper hineingekommene

fremde Substanzen sowie experimentell und pathologisch erzeugte Schutzstoffe in die Milch in geringen Mengen ausgeschieden.

Die Aufgabe der Milch als alleinige Nahrung des jungen Tieres setzt voraus, daß ihre Zusammensetzung bei einer und derselben Tierart nur innerhalb verhältnismäßig enger Grenzen variiert: auch üben Veränderungen in der Beschaffenheit des Futters tatsächlich nur einen beschränkten Einfluß auf die Zusammensetzung der Milch aus. Unter dem Einfluß bestimmter Beigaben (Kochsalz, Kreide, Natriumphosphat, Magnesiumbromid, glyzerinphosphorsaures Calcium) waren bei Versuchen an Kühen Phosphor, Stickstoff und Kaseïn am wenigsten, Calcium, Fett und Milchzucker mehr, Chlor, Kalium und Albumin am meisten variabel (v. Wendt). — In Versuchen von Fingerling übten organische Phosphorverbindungen, Lezithin, Phytin, Kaseïn, Nukleïn, Nukleïnsäure als Zusatz zum Futter keinen spezifischen Einfluß auf die Tätigkeit der Milchdrüse, noch auf die Menge der Milch oder der einzelnen Milchbestandteile aus.

Nach einer sehr großen Anzahl von Analysen ist die mittlere Zusammensetzung der Kuhmilch 87.2 Proz. Wasser, 12.8 Proz. feste Substanz, 3.0 Proz. Kaseïn, 0.5 Proz. Albumin, 3.7 Proz. Fett, 0.05—0.08 Proz. Lezithin, 4.9 Proz. Zucker und 0.7 Proz. mineralische Bestandteile.

Die Frauenmilch enthält etwa 87—89 Proz. Wasser, 10.8—12.4 Proz. feste Substanz, 1—2 Proz. Eiweißsubstanz, 3—5 Proz. Fett, 0.05—0.13 Proz. Lezithin, 5—8 Proz. Zucker und 0.2—0.4 Proz. mineralische Bestandteile. 1 Liter Frauenmilch bringt also, wie auch 1 Liter Kuhmilch, dem Körper etwa 700 Kal. (vgl. oben S. 489).

Im allgemeinen ist die Frauenmilch an Eiweiß und mineralischen Bestandteilen ärmer und an Zucker reicher als die Kuhmilch. Im Verlauf der Laktation nimmt die absolute Menge der Milch bis zu der 28. Woche zu und sinkt danach ab. Der Eiweißgehalt zeigt aber ein fast stetiges Sinken, wie aus folgenden von Söldner mitgeteilten, zum Teil an verschiedenen Individuen gewonnenen Zahlen hervorgeht.

Zeit nach der Entbindung; Tage	N-Gehalt Proz.	Zeit nach der Entbindung; Tage	N-Gehalt Proz.
5.—6.	0.327	20.—21.	0.218
8.—9.	0.247	29.—30.	0.180
9.	0.235	74.	0.153
9. u. 10.	0.278	113.	0.152
4., 5. u. 11.	0.270	229.	0.141
11.	0.279		

Auch der Fettgehalt nimmt im Verlauf der Laktationsperiode etwas ab; dagegen steigt der Gehalt an Milchzucker, und zwar anfangs ziemlich schnell, später aber immer langsamer.

Die mineralischen Bestandteile in der Frauenmilch betragen nach Bunge pro 1000 Teile: K_2O 0.703, Na_2O 0.257, CaO 0.343, MgO 0.065, Fe_2O_3 0.006, P_2O_5 0.469, Cl 0.445.

Von der Gesamtmenge Eisen, welche als F_2O_3 berechnet nach Glikin bei der Frauenmilch 0.007 Proz. — also 10mal mehr als nach Bunge — beträgt, entfällt etwa die Hälfte auf das in dem Lezithin bzw. den Lipoiden enthaltene Eisen.

Bei dem Abrahmen der Milch geht die ganze Lezithinmenge und damit auch die Hälfte des Eisens in den Rahm über (Glikin).

Auch der Kalk ist in der Milch etwa zur Hälfte organisch gebunden, wahrscheinlich in der Form eines löslichen, wenig dissoziierten Kaseïnsalzes (Rona, Michaelis).

Die Menge der aus den beiden Brüsten einer stillenden Frau täglich abgesonderten Milch kann auf etwa 1300 g geschätzt werden, zeigt aber sehr große Variationen.

Einige Zeit vor der Entbindung und während der ersten Tage nach derselben sezerniert die Milchdrüse eine Flüssigkeit, Colostrum, welche eine wesentlich andere Zusammensetzung als die Milch hat und teils durch die große Menge kernhaltiger, granulierter Zellen (Colostrumkörperchen) mit zahlreichen Fettkörperchen, teils durch den großen Gehalt an beim Sieden koagulablem Eiweiß gekennzeichnet wird. Der Gesamtgehalt an Eiweiß beträgt im Colostrum der Kuh im Mittel etwa 17 Proz. Übrigens finden sich große Variationen des Eiweißgehaltes vor. — Bei einer Frau fand Hellström in einer 7 Stunden nach der Entbindung entnommenen Milchprobe 2.57 Proz. Stickstoff, was doch als ein extremer Wert für die Frauenmilch aufzufassen ist. Zu gleicher Zeit als die abgesonderte Milchmenge zunimmt, nimmt der Eiweißgehalt ebenso wie die Colostrumkörperchen schnell ab, und etwa vom dritten Tage an hat die Frauenmilch den Charakter des Colostrums verloren. Auch nach ausgesetzter Laktation sowie bei Milchstauung und in der sogen. Hexenmilch (s. unten) kommen Colostrumkörper in dem Drüseninhalte bzw. in der abgesonderten Milch vor.

b. Die Sekretion der Milch.

Die Milch wird in den Milchdrüsen abgesondert. Diese bestehen aus je 15—20 Lappen, deren Ausführungsgänge gesondert für sich in die Brustwarze münden. Sie sind schon bei der Geburt sowohl bei Knaben als bei Mädchen in allen ihren Hauptbestandteilen fertig ausgebildet und sezernieren sogar etwa von Ende der 2. bis zu der 6. bis 8. Lebenswoche eine milchähnliche Flüssigkeit, die Hexenmilch. Bei männlichen Individuen entwickeln sich die Milchdrüsen in der Regel nur wenig und geben kein Sekret ab. Bei weiblichen Individuen nehmen sie dagegen beim Eintritt der Geschlechtsreife an Umfang beträchtlich zu. Die bedeutendste Zunahme erfolgt indessen nur im Zusammenhang mit der Gravidität. Während der letzten Wochen derselben wird von ihnen das Colostrum (s. oben) abgegeben, und nach stattgefundener Entbindung treten die Drüsen in eine sehr rege Tätigkeit, welche, wenn das Kind an der Brust gestillt wird, monatelang andauert, im entgegengesetzten Falle aber binnen einer verhältnismäßig kurzen Zeit wieder aufhört. — Im klimakterischen Alter erleiden die Milchdrüsen eine Atrophie und schrumpfen bis auf eine kleine Menge von fibrösem Bindegewebe zusammen.

Die Nerven der Milchdrüse endigen um die Drüsenzellen herum als ein Netz rankenförmig verzweigter Endbäumchen. Beim Menschen stammen sie aus den IV.—VI. Interkostalnerven.

Bei den Tieren haben die Milchdrüsen eine viel distalere Lage und werden dementsprechend von distaleren Nerven versorgt. Bei dem Meerschweinchen, das nur ein einziges Paar Milchdrüsen besitzt, werden diese vom N. spermaticus ext. innerviert. Die fünf Drüsenpaare des Hundes bekommen ihre Nerven außerdem noch von mehreren anderen Nervenstämmen.

Über den Einfluß des Nervensystems auf die Milchabsonderung dürfen die Akten noch kaum als geschlossen erachtet werden. Aus den schon oben angeführten Beobachtungen von Goltz und Ewald an Tieren mit verkürztem Rückenmark geht jedenfalls hervor, daß die Sekretion der Milchdrüsen auch unabhängig vom zentralen Nervensystem erfolgen kann (vgl. II, S. 345); diese und andere Erfahrungen scheinen dafür zu sprechen, daß ein inneres Sekret bei dem Zuwachs und der Sekretion der Milchdrüsen eine maßgebende Rolle spielen könnte.

Als Organe, welche dieses innere Sekret abgeben, sind Placenta, der Fötus selbst, Uterus nach der Geburt, Ovarien und Corpus luteum zunächst in Betracht gezogen worden; nach einigen Autoren wäre das eine, nach anderen Autoren das andere dieser Organe hierbei am wichtigsten (Aschner und Grigoriu, Basch, Fränkel, Halban, Lederer und Přibram, Starling und Claypon u. a.). Zurzeit läßt sich indessen kaum eine bestimmte Entscheidung treffen. Zu erwähnen ist noch, daß die intravenöse Injektion von Extrakt aus dem hinteren Lappen der Hypophyse eine starke Milchsekretion hervorruft (Ott, Schäfer), sowie daß die Tätigkeit der Milchdrüse durch intravenöse Injektion vom Blute eines schwangeren Tieres derselben Art (d'Errico), bzw. von dem Fötus und der Placenta (Mackenzie) gehemmt wird.

Bei der von den entnervten Milchdrüsen abgesonderten Milch finden sich gewisse morphologische Eigentümlichkeiten vor, welche dartun, daß doch die normale Sekretion in gewissen Beziehungen vom Nervensystem beeinflußt wird (K. Basch). Auch ist eine Einwirkung peripherer sympathischer Ganglien bei den Versuchen von Goltz und Ewald nicht ausgeschlossen.

Über die bei der Milchsekretion in der Drüse stattfindenden Veränderungen sind im Laufe der Zeit die verschiedensten Anschauungen ausgesprochen worden. Nunmehr scheint jedoch ein massenhafter Zerfall der Zellen ausgeschlossen werden zu können, und die Frage bezieht sich daher eigentlich darauf, inwiefern bei der Sekretion Kern und Protoplasma ganz unversehrt bleiben, oder ob sie zu einem gewissen Teil in Sekretbestandteile verwandelt werden. Nach den meisten neueren Autoren würde letzteres der Fall sein; nach stattgefundener Abgabe der betreffenden Produkte würde eine Regeneration der zurückgebliebenen, noch kernhaltigen Zellenreste stattfinden und die Sekretion von neuem beginnen. Dagegen bemerkt indessen Bertkau, daß an Präparaten, wo Kunstprodukte möglichst ausgeschlossen waren, nirgends Abreißungserscheinungen, nirgends freie Zellkuppen im Drüsenlumen auftraten. Hieraus würde also folgen, daß die Milch aus einem reinen Sekretionsvorgang resultiert. Über die hierbei in den Drüsen erscheinenden Veränderungen muß auf die einschlägige Literatur verwiesen werden. Hier sei nur noch erwähnt, daß während der Laktation Leuko-

zyten in großer Anzahl aus dem interstitiellen Bindegewebe in die Drüsenalveolen hineinwandern. Es ist möglich, daß ihnen bei Milchstauung die Aufgabe zukommt, das Fett aus der Brustdrüse herauszuschaffen.

Betreffend die Colostrumkörper gab Czerny an, daß sie in die Drüse eingewanderte Leukozyten darstellten, und diese Lehre ist bis in die letzte Zeit fast allgemein anerkannt worden. Demgegenüber hat Popper verschiedene Einwendungen gemacht und ist zu dem Schluß gekommen, daß diese Gebilde Epithelzellen sind, welche von dem Epithel der Alveolen oder der Gänge abgelöst werden, in das Lumen geraten und schließlich der fettigen Degeneration anheimfallen. Sie würden also den Ausdruck einer in der Drüse stattfindenden Abstoßung von Zellen darstellen.

Da weder das Kaseïn, noch der Milchzucker im Blute vorkommt, ist es ersichtlich, daß diese durch die Tätigkeit der Milchdrüse selbst gebildet werden müssen.

K. Basch stellt sich vor, daß das Kaseïn dadurch entsteht, daß bei der Tätigkeit der Drüse aus den Zellkernen ein Pseudonukleïn frei wird und sich dann mit Eiweiß zu Kaseïn verbindet. Als Stütze dieser Auffassung führt er unter anderem an, daß er durch Einwirkung einer aus der Milchdrüse dargestellten Nukleïnsäure, die weder Xanthinbasen noch Zucker enthielt, auf Rinderblutserum eine Substanz bekam, welche die gleichen physikalischen und chemischen Eigenschaften wie das Kuhkaseïn darbot.

In bezug auf das Fett hat man gefunden, daß die absolute, von der Milchdrüse abgesonderte Fettmenge bei Steigerung der Fettzufuhr in der Nahrung ansteigt. Diese Steigerung ist von verschiedenen Autoren in verschiedener Weise erklärt worden. Indes erscheint es ziemlich wahrscheinlich, daß das Nahrungsfett zum Teil wenigstens direkt in das Sekret übergeht. Für diese Auffassung spricht besonders die Tatsache, daß gefüttertes Jodschweinefett in der Milch in ziemlich großer Menge nachgewiesen worden ist (Winternitz). Dabei ist zu bemerken, daß bei Fütterung von Jod und Jodkalium nur Spuren von Jod in der Milch erscheinen (Caspari). — Durch Fütterung mit Leinöl wird dieses zum Teil unmittelbar in die Milch abgesondert; ebenso werden die aus Leinöl freigemachten Säuren, in Form von Seifen verfüttert, nach vorhergehender Synthese direkt durch die Milchdrüse abgegeben (Gogitidse).

Auf der anderen Seite liegen Untersuchungen von Henriques und Hansen vor, welche andeuten, daß das Nahrungsfett bei seiner Passage durch die Zellen der Milchdrüse Veränderungen in seiner Zusammensetzung erleidet.

Wenn ein milchendes Tier ein sehr fettarmes Futter bekommt, so scheidet es dennoch in die Milch eine ziemlich bedeutende Fettmenge ab. Hier muß das Milchfett teils aus den gefütterten Kohlehydraten gebildet worden sein, teils auch den großen Fettdepots des Körpers entstammen. Letzteres wird besonders dadurch demonstriert, daß bei jodfreier Nahrung eine Ausscheidung von Jodfett in die Milch stattfindet, wenn Jodfett vorher im Körper angesetzt wurde (Caspari).

Bei partieller Inanition (bei der Kuh wenigstens) wird, wie leicht zu verstehen, die Menge der Milch herabgesetzt; das dabei ausgeschiedene Milchfett hat einen niedrigeren Schmelzpunkt als das Körperfett. Diese und andere Tatsachen dürften dafür sprechen, daß bei der Inanspruchnahme des im Körper abgelagerten Fettes das Oleïn in einer verhältnismäßig größeren Menge als das Palmitin und das Stearin mobilisiert wird (Henriques und Hansen).

Die vielfach bestätigte Erfahrung, daß sowohl die Quantität der Milch als auch ihre Fettmenge durch ein eiweißreiches Futter zunimmt, spricht dafür, daß noch das Eiweiß eine direkte oder indirekte Quelle des Milchfettes darstellen kann.

Der Milchzucker würde nach THIERFELDER durch die Einwirkung eines an die Drüsenzellen gebundenen Enzyms auf eine noch nicht näher bekannte Muttersubstanz entstehen, was indessen von anderen widersprochen worden ist. Wenn man bei einem milchenden Tiere einen Phloridzindiabetes hervorruft, so sinkt die Zuckermenge in der Milch herab. Daraus läßt sich mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß die Dextrose die Muttersubstanz der beiden Komponenten des Milchzuckers darstellt (PATON und CATHCART).

Unter den Einflüssen, welche auf die Absonderung und die Beschaffenheit der Milch einwirken, seien nur noch folgende erwähnt. Häufiges Melken begünstigt die Sekretion der Drüse in einem erheblichen Grade. Wenn das Melken in besonderen Absätzen stattfindet, so zeigen die späteren Portionen einen immer größeren Fettgehalt. Dies dürfte wesentlich davon verursacht werden, daß beim Strömen der Milch aus den Milchbläschen viele Fetttröpfchen an der Wand zwischen den Schleimhautfalten haften bleiben und in den letzten Milchportionen erscheinen. — Starke Bewegungen vermindern die abgesonderte Milchmenge wahrscheinlich wegen der dadurch indirekt bewirkten Abnahme der Blutzufuhr zu der Drüse. Dagegen steigt die Milchabsonderung durch mäßige Bewegung im Freien, was wohl durch die damit verbundenen Veränderungen in der Respiration, der Zirkulation und der Verdauung bedingt ist (H. MUNK).

Zweiter Abschnitt.

Das Wachstum des menschlichen Körpers.

Man teilt das Leben des Menschen in verschiedene Perioden, welche sich mehr oder weniger deutlich voneinander unterscheiden, selbstverständlich aber nicht scharf getrennt werden können. Diese Perioden sind folgende:

1. Von der Geburt bis zum Abfall des Nabelstranges, was in der Regel etwa nach 4—5 Tagen eintritt (das neugeborene Kind).

2. Die Säuglingsperiode, bis zur ersten Dentition, etwa bis zu dem 7.—9. Monat.

3. Das spätere Kindesalter, bis zur zweiten Dentition, etwa bis zum 7. Jahre.

4. Das Knabenalter, bis zur beginnenden Pubertätsentwicklung, etwa bis zum 13.—14. Jahre.

5. Das Jünglingsalter, bis zur vollen Entwicklung des Körpers, etwa bis zum 19.—21. Jahre.

6. Das Alter der Reife, bis zur beginnenden Rückbildung (Climacterium bei der Frau), etwa bis zum 45.—50. Jahre.

7. Das spätere Mannes- und Greisenalter.

Die ersten fünf Perioden umfassen zusammen die Zeit des Wachstums und bieten daher ein besonderes Interesse dar. Die sechste Periode bezeichnet das Alter der vollen körperlichen und geistigen Leistungsfähigkeit; während der siebenten Periode treten allmählich verschiedene Störungen

in dem Bau und den Verrichtungen des Körpers ein, welche zu einem größeren oder geringeren Grade von chronischen krankhaften Einflüssen bedingt sind und daher in den Handbüchern der Pathologie näher auseinandergesetzt werden.

In bezug auf die jetzt mitzuteilenden Angaben über die Größenverhältnisse des Körpers bemerke ich ein für allemal, daß sie Mittelwerte darstellen und daß die individuellen Abweichungen davon sehr beträchtlich sein können. Bei jeder eingehenden Darstellung des vorliegenden Gegenstandes ist es notwendig, auch diese Variationen in genügendem Umfange zu berücksichtigen, was hier jedoch nicht möglich ist. Ich will nur an einem konkreten Beispiel versuchen, eine der hierbei zu befolgenden Methoden klarzulegen.

Quetelet und Altherr stellten Beobachtungen über das Körpergewicht des Neugeborenen an und erhielten als Mittelwert dafür ohne Rücksicht auf das Geschlecht etwa 3100 g. Die Extreme waren aber sehr beträchtlich, denn es kamen unter den untersuchten Kindern solche von weniger als 1.5 kg und von mehr als 4.5 kg Körpergewicht vor. Um eine Übersicht über die Variationen zu erhalten und also die Bedeutung des Mittelwertes richtiger beurteilen zu können, teilt man das gesamte Material in Gruppen ein, je nachdem das Körpergewicht 1.0—1.5, 1.5—2.0 kg usw. gewesen ist, und berechnet die Verteilung der einzelnen Fälle auf die verschiedenen Gruppen in Prozent von sämtlichen Fällen. Man bekommt dann folgende Tabelle, deren Resultate durch eine graphische Darstellung noch deutlicher werden (vgl. auch Fig. 203).

Körpergewicht des Neugeborenen; kg	Zahl der Fälle	Prozent der Fälle
1.0—1.5	2	0.33
1.5—2.0	8	1.34
2.0—2.5	54	9.01
2.5—3.0	180	30.05
3.0—3.5	251	41.90
3.5—4.0	88	14.69
4.0—4.5	15	2.51
4.5—5.0	1	0.17

Das Körpergewicht des ausgetragenen neugeborenen Kindes beträgt im Mittel etwa 3000—3500 g. Knaben sind im allgemeinen etwa 80 g schwerer als Mädchen. Als Extreme werden für das ausgetragene Kind 2400—5500 g angegeben.

Die Länge des Neugeborenen beträgt in der Regel etwa 50—51 cm. Knaben scheinen im Durchschnitt etwa 1 cm länger als Mädchen zu sein.

Das Körpergewicht des Neugeborenen steigt mit der Anzahl der Schwangerschaften sowie mit dem Alter der Mutter bis zu ihrem 40. Lebensjahre, wie aus folgender Zusammenstellung von Ingerslew hervorgeht.

Anzahl der Schwangerschaften	Körpergewicht des Neugeborenen; g
1	3254
2	3391
3	3400
4	3424
5	3500

Alter der Mutter; Jahre	Körpergewicht des Neugeborenen; g
15—19	3241
20—24	3299
25—29	3342
30—34	3375
35—39	3428
40—44	3326

Auch die Körperbeschaffenheit der Mutter übt auf die Größe des Kindes einen nicht unwesentlichen Einfluß aus. Je größer die Körperlänge, je besser der Ernährungszustand der Mutter ist, um so schwerer und länger ist im allgemeinen auch das Kind.

Während der ersten zwei Tage nach der Geburt nimmt das Körpergewicht des Neugeborenen um etwa 100—200 g ab, fängt am 3. Tage wieder an zu steigen und erreicht etwa am 5.—7. Tage seine ursprüngliche Größe.

Von nun an nimmt das Körpergewicht des Säuglings rasch zu, so daß es schon in der 24. Lebenswoche verdoppelt ist und am Ende des ersten Lebensjahres $2^3/_4$ mal soviel als bei der Geburt beträgt. Die durchschnittliche monatliche Gewichtszunahme ist nach Albrecht bzw. 900, 870, 870, 720, 600, 540, 420, 330, 330, 270, 240 und 210 g, also während des ersten Lebensjahres im ganzen etwa 6300 g. Am Ende desselben beträgt das Körpergewicht des Kindes etwa 9500 g.

Die Körperlänge erreicht während der ersten 5 Monate etwa 68 cm und während des ganzen ersten Lebensjahres etwa 77 cm; der Zuwachs erfolgt also zuerst schnell, dann immer langsamer.

Unter den Einflüssen, von welchen das Wachstum des Kindes im ersten Lebensjahr abhängig ist, steht die Nahrung obenan. Soviel es sich aus den vorliegenden Erfahrungen beurteilen läßt, gedeiht das Kind besser, und sein Gewicht nimmt stärker zu, wenn es während der Säuglingsperiode ausschließlich an der Brust gesäugt wird, was ohne Zweifel damit zusammenhängt, daß kein künstliches Nahrungsmittel den noch sehr schwachen Verdauungswerkzeugen sowenig zumutet als die Frauenmilch.

Die Veränderungen der Körperlänge während des späteren Kindesalters sind aus folgender Tabelle von Daffner ersichtlich.

Lebensjahr	Knaben	Mädchen
2	74.2	77.2
3	85.3	83.5
4	91.9	90.0
5	96.6	96.1
6	103.2	100.6
7	106.5	104.9

Schon im 3. Lebensjahr hat das Kind die Hälfte der Körperlänge des Erwachsenen erreicht.

Während dieser Periode nimmt das Körpergewicht bei Knaben bis zu etwa 18—21 kg, bei Mädchen bis zu etwa 17—20 kg im Durchschnitt zu.

Es ist, wie selbstverständlich, mit mehreren Schwierigkeiten verbunden, ein umfangreicheres Beobachtungsmaterial über das Wachstum des Kindes während der ersten sechs Lebensjahre zu sammeln. Vom siebenten Lebensjahre an verhält es sich ganz anders, denn zu dieser Zeit beginnt schon der Schulgang, und es bietet nun keine größeren Schwierigkeiten, an den Schulkindern bis zum Alter von 17—19 Jahren ein genügend großes Material zu erhalten. Auch erstreckt sich die Gesamtzahl der von

Bowditch (Boston), Key (Schweden), Kotelmann (Hamburg), Pagliani (Turin), Roberts (England), Porter (St. Louis) und der dänischen Schulkommission mitgeteilten Beobachtungen über die Körperlänge und das Körpergewicht des Menschen in diesem Alter auf über 125000 Individuen.

Es ist indes nicht berechtigt, aus diesem gewaltigen Materiale Mittelwerte zu berechnen, denn wenn es gilt, Einzelheiten betreffend den Entwicklungsgang der Kinder zu studieren, müssen die hierzu zu verwendenden Beobachtungen soviel wie möglich gleichartig sein — was bei einem aus verschiedenen Ländern gewonnenen Material nicht der Fall sein kann.

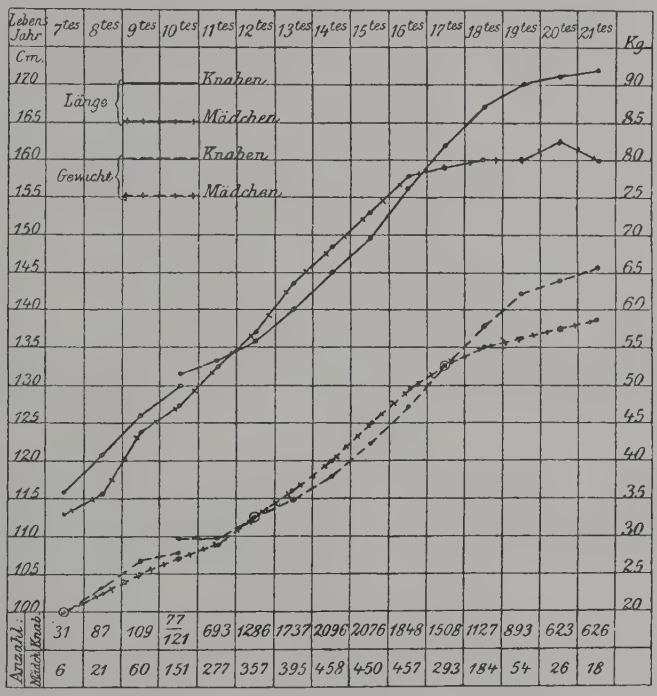
Aus diesem Grunde werde ich bei der jetzt folgenden Darstellung wesentlich nur die in Schweden gewonnenen und von Key zusammengestellten Beobachtungen berücksichtigen, bemerke aber, daß die daraus zu ziehenden Schlußfolgerungen durch die in anderen Ländern gemachten Massenuntersuchungen vollständig bestätigt werden. Nur finden sich in verschiedenen Ländern gewisse zeitliche Verschiebungen vor.

Die Figur 202 stellt nach Key die mittlere Länge und das mittlere Gewicht von männlichen und weiblichen Individuen zwischen dem 7. und 21. Lebensjahre in den höheren Schulen Schwedens dar. Bis zum einschließlich 11. Lebensjahre sind die Knaben sowohl länger als auch schwerer als die Mädchen. Vom 12. Lebensjahre an ändert sich das Verhältnis sehr: die Mädchen bleiben den Knaben bis zum 16. Lebensjahre sowohl an Länge als an Gewicht überlegen. Mit dem 17. Lebensjahre ändert sich das Verhältnis wieder, und die beiden Entwicklungskurven der Knaben erheben sich nun über die der Mädchen, um in den nachher folgenden Jahren mehr und mehr emporzugehen. Unterdessen verbleiben die der Mädchen fast in derselben Höhe.

Der jährliche Zuwachs an Länge und Gewicht ist bei Knaben für das 7. und 8. Jahr ziemlich groß (5 bzw. 5 cm, und 2.3 bzw. 3.4 kg), vom 9. bis 13. Jahre dagegen nur gering (Länge: bzw. 4, **2, 3,** 4, 4; Gewicht: bzw. 1.7, **1.0, 1.9,** 2.3, 3.1 kg). Während der letzteren Periode verläuft also die Entwicklung der Knaben verhältnismäßig am allerschwächsten. Mit dem 14. Lebensjahre tritt die Pubertätsperiode ein mit einer bedeutend schnelleren Zunahme bei den Knaben, deren Körperlänge bis zum 17. Jahre jährlich um bzw. 5, 7, 6, 5 cm, und Körpergewicht um bzw. 4.7, 4.5, 5.5, 5.3 kg zunimmt. Der stärkste Längenzuwachs findet früher (im 15. und 16. Jahre) als die stärkste Gewichtszunahme (in dem 16. und 17. Jahre) statt. Mit Rücksicht auf die große Bedeutung der Gewichtszunahme für die körperliche Entwicklung dürfen also das 16. und das 17. Jahr als die allerkräftigsten Entwicklungsjahre der Knaben betrachtet werden (vgl. I, S. 200).

Nach dem 17. Jahre ist die jährliche Zunahme an Länge und an Gewicht wieder geringer, dauert aber bis zum 21. Jahre fort, so daß der Jüngling erst mit diesem Jahre etwa seine volle körperliche Entwicklung erreicht hat. Die Körperlänge ist dann im Mittel 172 cm und das Körpergewicht 65.2 kg. Jedoch setzt sich das Wachstum des männlichen Individuums, wenn auch nur schwach, noch mehrere Jahre weiter fort.

Die körperliche Entwicklung der Mädchen gestaltet sich in einer ganz anderen Weise. Die schwächere Entwicklungsperiode, welche für die Knaben so scharf markiert ist, finden wir für die Mädchen, soweit es die Längenzunahme betrifft, nur im 9. Lebensjahre angedeutet: die jährliche Zunahme der Länge beträgt nämlich bei den Mädchen vom 8. bis 17. Jahre bzw. 7, **4**, 5, 5, 6, 5, 5, 4, 2, 1 cm. Die Zunahme des Körpergewichtes ist während derselben Jahre bei den Mädchen bzw. 3.4, **1.9, 2.5, 2.5,** 4.0, 3.7, 5.2, 4.1, 2.7, 3.0 kg. Es findet sich also, und zwar vom 9. bis 11. Jahre auch bei der Entwicklung der Mädchen eine Periode, in welcher das



Figur 202. Länge und Gewicht bei Knaben und Mädchen in verschiedenem Alter, nach Key.

Körpergewicht nur verhältnismäßig wenig zunimmt. Die eigentliche Pubertätsperiode, welche durch einen kräftigeren Zuwachs der Körpergröße charakterisiert ist, beginnt bei ihnen etwa im 12. Lebensjahre und dauert bis zum 15. Jahre (inkl.).

Bei den Mädchen geht der Längenzuwachs noch etwa bis zum 17. Jahre fort, die Zunahme an Gewicht kann aber bis zum 20. Jahre nachgewiesen werden.

Hieraus wie aus zahlreichen anderen Ermittelungen folgt also, daß die körperliche Entwicklung bei Mädchen entschieden rascher als bei Knaben verläuft und auch rascher abgeschlossen wird.

Hand in Hand mit der stärkeren Entwicklung an Länge und Gewicht während des Pubertätsalters findet man auch eine entsprechende kräftigere Zunahme des Brust-

umfanges, einer verhältnismäßig schwachen gegenüber, welche während der Jahre vor der Pubertät bemerkbar ist. (Die mittlere Zunahme des Brustumfanges bei der stärksten Inspiration ist bei Knaben im 10. bis 17. Lebensjahre bzw. 1.68, 1.97, 1.82, 0.99, **3.78, 3.47, 4.02,** 2.44 cm; Kotelmann.)

Während der Periode der schwachen Entwicklung, welche der Pubertätsperiode zunächst vorangeht, ist nach den Ermittlungen Keys die Widerstandskraft des Körpers gegen schädliche Einflüsse verhältnismäßig schwach. Im Verlauf der Pubertätsperiode hingegen, wo das jugendliche Leben in seiner ganzen schwellenden Kraft zur Geltung kommt, steigt die Widerstandsfähigkeit von Jahr zu Jahr, in den Schulen sinkt das Krankenprozent und erreicht mit dem letzten Jahre dieser Periode sein Minimum.

Die ökonomischen Verhältnisse, in welchen die Kinder leben, üben auf deren Wachstum einen sehr bedeutenden Einfluß aus. Die Kinder aus den ärmeren Klassen stehen ihren Altersgenossen aus den wohlhabenderen Kreisen an Länge und Gewicht nach. Die schwache Entwicklungsperiode vor der Pubertätsperiode ist für die ärmeren Kinder verlängert. Sobald aber die Pubertätsperiode anfängt, geht sie um so schneller vor sich und scheint, trotz der Verspätung in demselben Jahre, wie bei den wohlhabenderen Kindern, vollendet zu sein. Die ganze Pubertätsperiode wird also für die ärmeren Kinder kürzer, zeichnet sich aber zugleich durch stärkere Zunahme während der letzten Jahre der Periode aus (Key).

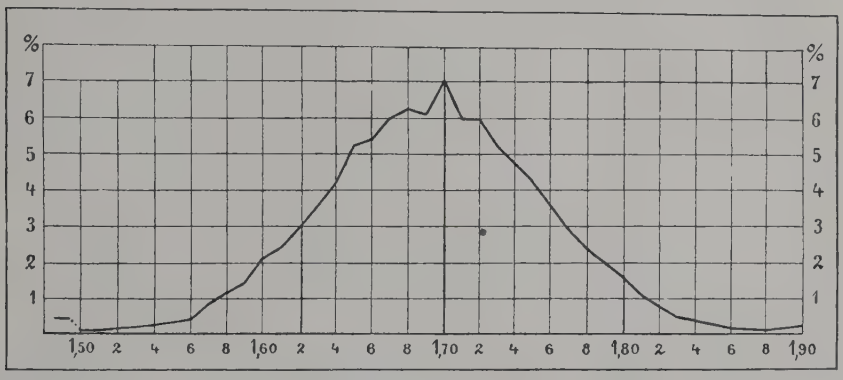
Durch sehr ausgedehnte Untersuchungen hat endlich vor allem Malling-Hansen in Dänemark gezeigt, einen wie großen Einfluß die Jahreszeiten auf die körperliche Entwicklung des Kindes ausüben. Von Ende November und Anfang Dezember bis Ende März oder Mitte April stehen die Kinder nur in schwachem Wachstum, und zwar so, daß die Längenzunahme, auch wenn sie schwach ist, überwiegt. Nach dieser Periode schwachen Wachstums folgt eine Periode, während welcher die Kinder sehr stark an Länge zunehmen, die Gewichtszunahme aber auf ein Minimum reduziert wird; ja, die Kinder verlieren sogar während dieser Periode der größten Längenzunahme konstant an Gewicht, fast ebensoviel, als sie in der vorigen Periode gewonnen haben. Diese Periode dauert von März-April bis Juli-August. Darauf folgt dann eine dritte Periode, welche bis November-Dezember fortgeht. Die Längenzunahme ist jetzt sehr schwach, die Gewichtszunahme dagegen steigt im Anfang der Periode schnell und sehr stark. Wir finden also auch hier die früher besprochene Eigentümlichkeit, daß der Körper zuerst an Länge und später an Gewicht zunimmt.

Das Gewicht des erwachsenen Körpers zeigt sehr große Variationen, kann aber für Männer auf etwa 65—70, für Frauen auf etwa 56—60 kg geschätzt werden. Bei einem reiferen Alter wird indes infolge von Fettablagerung das Körpergewicht bei beiden Geschlechtern in der Regel größer.

Die Körperlänge ist bei verschiedenen Völkern ziemlich verschieden, wie aus folgender Tabelle hervorgeht, in welcher einige Angaben über die Körperlänge der (etwa 20—21 Jahre alten) Wehrpflichtigen zusammengestellt sind.

Lappländer	1.500	Finnländer (finnische Bevölkerung)	1.668
Italiener (versch. Provinzen)	1.560—1.665	„ (schwedische Bevölkerung)	1.684
Ungarn	1.633	Engländer und Irländer	1.690
Bayern	1.638	Schleswiger	1.692
Russen	1.642	Dänen	1.692
Franzosen	1.649	Schweden	1.695
Württemberger	1.651—1.661	Norweger	1.698
Badener	1.652	Schotten	1.708
Elsässer	1.667	Insel Gotland	1.727

Die Variationen innerhalb eines und desselben Volkes sind sehr beträchtlich. Als Beispiel davon möge die Figur 203 dienen. Sie stellt nach Hultkrantz die Körperlänge der Schweden nach Beobachtungen an 232367 Wehrpflichtigen aus den Jahren 1887—1894 dar; in derselben bezeichnen die Ordinaten



Figur 203. Die Variationen der Körperlänge bei schwedischen Wehrpflichtigen, nach Hultkrantz.

die Prozentzahl der Individuen, welche die an der Abszisse angegebene Körperlänge hatten.

Über die Körperlänge der Frauen besitzen wir keine entsprechenden Massenuntersuchungen. Nach den bisher vorliegenden Erfahrungen läßt sich jedoch sagen, daß diese im Durchschnitt etwa 12 cm geringer ist als die des erwachsenen Mannes.

Anmerkung. Obgleich die Entwicklungsgeschichte ihrer Aufgabe nach in die Physiologie gehört, so sind doch die entwicklungsgeschichtlichen Methoden größtenteils rein morphologisch. Aus diesem Grunde und weil eine ganz kurze Darstellung der Embryologie von keinem eigentlichen Nutzen sein würde, habe ich es angemessen gefunden, auf eine solche Darstellung hier ganz zu verzichten.

Sachregister.

Abbau I. 524; — des Eiweißes I. 525; — der stickstofffreien Nahrungsstoffe I. 532.

Abbildung in ein optisches System II. 192; — in das Auge II. 203.

Abdominalatmung I. 448.

Abducens II. 465.

Aberration, chromatische II. 188; — im Auge II. 225.

Aberration, sphärische II. 190; — im Auge II. 220. 225.

Abfallstoffe, s. Zersetzungsprodukte.

Abfuhrwege aus dem Darm, I. 436; — der Aschebestandteile I. 440; — des Eiweißes I. 439; — des Fettes I. 438; — der Kohlehydrate I. 436.

Abgabe der Zersetzungsprodukte I. 54.

Abklingezeit von Tönen II. 167.

Abkühlung, Einwirkung auf die Elementarorganismen I. 36; — Einwirkung auf den Körper I. 570.

Abnutzungsquote des Eiweißes I. 135.

Absolute Kraft des Muskels II. 36.

Absonderung im allgemeinen I. 54; — der Darmdrüsen I. 398; — bei den Elementarorganismen I. 54; — der Leber I. 393; — der Magenschleimhaut I. 378; — der Nieren I. 548; — des Pankreas I. 388; — des Schweißes I. 363; — der Speicheldrüsen I. 370; — der Talgdrüsen I. 361; — der Tränendrüsen II. 309; — der Verdauungssäfte I. 367; vgl. Sekretion, innere.

Absonderungsdruck in der Leber I. 396; — in den Speicheldrüsen I. 372.

Absonderungsnerven, s. die einzelnen Drüsen.

Absorption von Gasen I. 472.

Absorptionskoëffizient I. 439.

Absorptionsspektrum des Blutfarbstoffes I. 210.

Abwechselung der Kost I. 186.

Abweichung, s Aberration.

Accelerans cordis I. 274.

Accessorius II. 467.

Achromasie des Auges II. 225.

Achroodextrin I. 349.

Achse, optische II. 187; — im Auge II. 219. 223.

Achsenzylinder II. 310.

Achsenzylinderfortsatz II. 310.

Acusticus II. 120. 163. 466.

Adamkiewicz' Reaktion I. 99.

Adaptation II. 265.

Adelomorphe Zellen I. 385.

Adenin I. 103. 528. 529.

Adenosin I. 529.

Aderfigur II. 208.

Aderhaut II. 227.

Aderlaß, s. Blutentziehung.

Adrenalin I. 337. 517; — und Kreislauf I. 337; — und Zuckerbildung I. 518.

Adrenalinvergiftung I. 519.

Adsorption I. 49.

Aëroplethysmograph I. 445.

Aethalium septicum I. 74.

Ätherschwefelsäuren I. 537. 544.

Äthylenimin, s. Spermin.

Äthylenoxyd I. 106.

Äußerer Kniehöcker II. 436.

Affe ohne Großhirn II. 398.

After, s. Anus.

Agglutination I. 219.

Aggregatzustand des Protoplasmas I. 23.

Akkommodation II. 231; — Breite II. 231; — — relative II. 240; — Ge-

schwindigkeit II. 240; — Innervation II. 239; — und Konvergenz II. 239; — Mechanismus II. 233; — Muskel II. 236; — Strecke II. 232; — und Tiefenwahrnehmung II. 304; — Veränderung der Lichtbrechung II. 235.
Akromegalie I. 521.
Aktionsstrom I. 63; II. 26; — der Drüsen I. 63. 369; — der Haut I. 63; — des Herzens I. 16. 63; — der Muskeln und Nerven I. 63; II. 26; — der Netzhaut II. 259; — der Nervenzentren II. 323. 355. 363; — bei den Pflanzen I. 64; — der Verdauungsdrüsen I. 369.
Aktive Bewegungen, Wahrnehmung von II. 112.
Alanin I. 93. 531. 532.
Albumine I. 100; vgl. Eiweiß.
Albumoïd I. 105.
Albumosen I. 101. 355; — im Darme I. 425; — und Gerinnung I. 221; — im Magen I. 421; — primäre I. 355; — sekundäre I. 355.
Aleuronkörnchen I. 26.
Alexie II. 444.
Alimentäre Glykosurie I. 172. 513. 533.
Alkalialbuminat I. 101.
Alkalischer Geschmack II. 137.
Alkohol, Bildung im Darm I. 428; — Nährwert I. 148; — Verbrennungswert I. 121.
Alkoholische Gärung I. 35.
Allantoïn I. 529. 530. 544.
Alloxurbasen I. 102; s. Purinbasen.
Alloxyproteïnsäure I. 541.
Alt II. 180.
Alter, Einfluß auf den Stoffwechsel I. 160; — Körpertemperatur I. 570.
Altersperioden des Menschen II. 497.
Altersschwäche I. 89.
Altersveränderungen I. 83.
Alveolen, Luftwechsel I. 453; — Partialdruck der Gase I. 482.
Amakrine Zellen II. 206.
Amblystoma I. 81.
Amboß II. 159.
Ameisensäure I. 534.
Amidstickstoff I. 97.
Aminoäthylsulfonsäure I. 363.
Aminobernsteinsäure I. 94.
Aminobernsteinsäureamid I. 148.
Aminoessigsäure I. 93.
Aminoglutarsäure I. 94.
Aminoimidazolpropionsäure I. 94.
Aminoisobutylessigsäure I. 93.
Aminoisovaleriansäure I. 93.
Aminomethyläthylpropionsäure I. 93.
Aminooxypropionsäure I. 93.
Aminooxypyrimidin I. 103.
Aminosäuren I. 93. 534; — aromatische I. 94; — im Darme I. 425; — als Eiweißbildner I. 28; — im Harn I. 544; — heterozyklische I. 94.
Aminosäurestickstoff im Blute I. 141.
Aminothiopropionsäure I. 93.
Ammoniak I. 95; — als Abbauprodukt des Eiweißes I. 526. 528; — im Harn I. 542; — in der Luft I. 28; — und Säurebildung im Körper I. 528; — als Stickstoffquelle des tierischen Körpers I. 141.
Ammoniumisozyanat I. 540.
Ammoniumkarbamat I. 526.
Ammoniumkarbonat I. 526.
Amnestische Aphasie II. 443.
Amöben I. 44; — Bewegung I. 46. 56; — chemische Reizung I. 70; — Eintrocknen I. 23; — elektrische Reizung I. 80; — Schleimproduktion I. 20; — Temperaturgrenzen I. 36.
Amöboïde Bewegungen I. 56.
Amphibole Gallenfistel I. 345.
Amphioxus II. 388.
Ampulle im Ohr II. 112.
Amusie II. 448.
Amygdala II. 405.
Amylase I. 47.
Amylolyse im Magen I. 420.
Amylolytische Enzyme I. 345. 359. 364.
Amylum I. 109; s. Stärke.
Anaërobe Bakterien I. 34.
Anaërobe Lebensweise I. 35.
Anästhesie II. 361.
Anagyrin II. 345.
Analgesie II. 363.
Anatomie I. 3.
Anfangszuckung II. 25.
Anfangsschwingung I. 307.
Angularwindung II. 444.
Animalische Kost I. 201.
Anode, Hemmungswirkung II. 18; — Reizwirkung I. 80.
Anorganische Bestandteile im Blute I. 225; — im Harn I. 546; — in der Milch II. 491.
Anorganische Fermente I. 50.
Anorganische Nahrungsstoffe I. 111. 177; vgl. Aschebestandteile.
Anpassung I. 37.
Ansatz und Arbeit I. 85; — von Eiweiß I. 162; — von Fett I. 175; — von Kohlehydraten I. 169; — von Phosphor I. 181; — im jugendlichen Körper I. 167.
Ansaugung in der Brusthöhle I. 246. 443; — bei der Herzdiastole I. 246; — bei der Herzsystole I. 246; — in der Mundhöhle I. 402.

Anspannungszeit I. 239.
Antagonisten II. 57.
Antennularia I. 86.
Antiagglutinine I. 219.
Antienzyme I. 218. 388.
Antikörper I. 219.
Antilyse I. 219.
Antipepsin I. 388.
Antiperistaltik I. 413.
Antipräzipitin I. 219.
Antiseptik I. 5.
Antithrombin I. 221.
Antitoxin I. 219.
Antitrypsin I. 388.
Antoxyproteïnsäure I. 541.
Antrum pylori I. 409.
Anus I. 430; II. 352.
Aorta I. 226; — Druckkurve I. 12. 238. 239. 240. 241. 307. 308.
Aphasie II. 444; — musikalische II. 448.
Apnoë I. 470.
Apparat im Tierkörper I. 38.
Apparate (abgebildete). Allgemeines: Elektrisches Signal I. 10; — Kymographion I. 8. 9; — Schreibkapsel I. 14; — Atmung: Pneumograph I. 444; — — Probenahme der Alveolarluft I. 482; — Spirometer I. 453. — Kreislauf: Hämodromograph I. 292; — Herzsonde I. 236; — Manometer, elastisches I. 11; — Quecksilbermanometer I. 10; — Plethysmograph I. 302; — Sphygmograph I. 15; — Stromuhr I. 292; — Tachograph I. 303; — Muskel- und Nervenphysiologie: Ergograph II. 45; — Induktorium II. 13; — Kapillarelektrometer I. 15; — Längen- und Spannungsmesser II. 7; — Muskelhebel I. 12; II. 7; — Rheochord II. 12; — Sinnesphysiologie: Augenspiegel II. 241; — Geruchsmesser II. 144; — Keratoskop II. 219; — Massons Scheibe II. 87; — Maxwells Scheibe II. 274; — Perimeter II. 203; — Probebuchstaben II. 211; — Reizhaar II. 82; — Resonator II. 155; — Sirene II. 149; — Stereoskop II. 306; — Stoffwechsel: Respirationsapparat I. 115; — Respirationsventil I. 114.
Apraxie II. 449.
Aquaeductus im Ohr II. 161.
Aquaeductus Sylvii II. 384.
Arabinose I. 109.
Arbeit und Assimilation I. 85; — Eiweißumsatz I. 150; — Fett- und Kohlehydratumsatz I. 150; — im Tetanus II. 37; — Wirkung auf den Körper II. 44. 48. 54.
Arbeiter, Nahrungsbedarf I. 194.
Arenicola I. 31.
Arginase I. 367. 525.
Arginin I. 94. 367.
Argon I. 474.
Aromatische Oxysäuren I. 536. 544.
Arterielles Blut, Gase I. 479; — Gasspannung I. 480.
Arterien I. 226; — Blutströmung I. 288; — Blutbewegung, allgem. Übersicht I. 312; — Druckkurve I. 306; — Elastizität I. 288; — Festigkeit I. 289; — Geschwindigkeit I. 293. 301; — Innervation I. 327; — Widerstand und Blutdruck I. 295.
Arterienpuls I. 304; vgl. Puls.
Ascaris I. 34.
Aschebestandteile I. 112; — Ansatz I. 190; — Aufsaugung I. 439; — Stoffwechsel I. 177.
Aseptik I. 5.
Asparagin I. 28; — Nährwert I. 148.
Asparaginsäure I. 94.
Asphyxie, s. Erstickung.
Aspergillus I. 29.
Assimilation I. 27. 32; — im Auge II. 284; — und Reizung I. 84.
Assoziationszentren II. 449.
Astasie II. 377.
Asthenie II. 377.
Astigmatismus II. 221; — und Augenspiegel II. 247.
Asymmetrische Konvergenz II. 295.
Ataxie II. 117. 361; — zerebellare II. 374.
Atembewegungen I. 442; — besondere Formen I. 455; — Einwirkung auf den Blutdruck I. 324; — Innervation I. 458; — konkomittierende I. 454; — Registrierung I. 444.
Atempause I. 471.
Atemzug, erster I. 469.
Atemzüge, Luftvolumen I. 451; — Zahl I. 451.
Atmosphärische Luft I. 450.
Atmung I. 442. 456; — künstliche I. 6; — Luftveränderung I. 485; — und Muskelarbeit I. 469; II. 55; — periodische I. 471.
Atmungen, terminale I. 471.
Atmungsapparat I. 39.
Atmungsgeräusche I. 457.
Atmungsgröße I. 451.
Atmungsnerven I. 458.
Atmungsreflexe I. 463.
Atmungszentrum I. 460. 462; — normale Reizung I. 468; — verschiedene I. 471.
Atmungstypus I. 471.
Atmungsvolumen I. 451.
Atonie II. 377.
Atrioventrikulares Verbindungsbündel I. 264.

Atrioventrikularklappen I. 231.
Atrioventrikularknoten I. 264.
Atrophie II. 54.
Atropin und hemmende Herznerven I. 274; — und Speichelsekretion I. 371.
Aufnahme fester Körperchen I. 45.
Aufsaugung der Aschebestandteile I. 439; — im Dickdarm I. 429. 435; — im Dünndarm I. 434; — von Eisen I. 440; — von Eiweiß I. 438; — von Fett I. 436; — und Gewürze I. 435; — von der Harnblase I. 560; — durch die Haut I. 566; — von Kohlehydraten I. 436; — im Magen I. 421. 433; — aus den serösen Räumen I. 497; — im Verdauungsrohre I. 432.
Auge II. 186; — Akkommodation II. 231; — und Bogengänge II. 129. 133. 296; — Drehpunkt II. 290; — Einfachsehen mit zwei Augen II. 302; — Ernährung II. 308; — Farbenzerstreuung II. 225; — Fernpunkt II. 213; — Fixation II. 293; — Form der brechenden Flächen II. 219; — intraokularer Druck II. 308; — Kardinalpunkte II. 201. 236; — und leuchtende Strahlen II. 253; — Lichtbrechung II. 199; — Nahepunkt II. 231; — optische Fehler II. 215; — optische Konstanten II. 201. 236; — Primärstellung II. 290; — Prüfung als optisches Instrument II. 215; — Radien der brechenden Medien II. 204; — reduziertes II. 202; — schematisches II. 201. 236; — Schutzeinrichtungen II. 308; — Sehen mit zwei Augen II. 299; — Sehschärfe II. 211; — Sekundärstellungen II. 294; — statische Refraktion II. 212; — Tiefenwahrnehmungen II. 304; — Trübungen II. 217; — und ultrarote Strahlen II. 250; — und ultraviolette Strahlen II. 252; — Unterscheidungsfähigkeit für Entfernungen II. 305; — Zentrierung II. 219.
Augenachse II. 219. 223; — Winkel α II. 223.
Augenbewegungen II. 289; — tatsächlich ausgeführte II. 293; — Bedeutung für die Projektion der Gesichtswahrnehmungen II. 296; — bei Reizung des Großhirns II. 436.
Augenbrauen II. 308.
Augengrund II. 248.
Augenleuchten II. 241.
Augenlider II. 308.
Augenmaß II. 298.
Augenmedien, Brechungsvermögen II. 200; — Durchsichtigkeit II. 217; — Krümmungsradien II. 201. 236.
Augenmuskeln, Anatomie II. 289; — Drehungsachsen II. 290; — Innervation II. 384; — Wirkungen II. 290.
Augenspiegel II. 240; — und Astigmatismus II. 247; — im aufrechten Bilde II. 244; — Refraktionsbestimmung II. 246; — im umgekehrten Bilde II. 242.
Augenspiegelbild II. 248.
Aurelia I. 40.
Ausfallserscheinungen I. 7; — nach Operationen am Gehirn II. 365.
Ausgaben des Körpers I. 112.
Auslösung I. 63.
Ausnützung der Aschebestandteile I. 190; — des Eiweißes I. 189; — der Energie I. 191; — des Fettes I. 190; — der Kohlehydrate I. 190; — gemischter Kost I. 191.
Aussalzung I. 92.
Ausscheidungen I. 536; — durch den Darm I. 113. 117. 430; — von Eisen I. 441; — durch die Haut I. 561; — durch die Lungen I. 482; — durch die Nieren I. 548; — Verteilung der Elemente auf die verschiedenen Ausscheidungen I. 116.
Ausscheidungsorgane I. 39.
Austreibung des Harns I. 558; — des Kotes I. 431.
Austreibungsperiode beim Partus II. 486.
Austreibungszeit des Herzens I. 241.
Autointoxikation I. 128. 426.
Autolyse I. 48. 89.
Automatie des Herzens I. 260.
Automatische Reizung I. 69. 500; II. 324. 341.
Autonome Nerven II. 344. 470.
Auxotonie II. 33.
Axonreflexe II. 346.
Azetaldehyd I. 535.
Azetessigsäure I. 528. 534.
Azeton I. 534.
Azetonkörper I. 534.
Azetophenon I. 537.
Azetonurie I. 534.
Azidalbuminat I. 101.
Azobacter I. 29.

Bacterium photometricum I. 75. 76.
Bahnen im Nervensystem II. 314.

Bahnung II. 340.
Bakterien I. 53; — anaërobe I. 34; — bei der Darmverdauung I. 426; — Eintrocknen I. 23; — in den Luftwegen I. 458; — Kern I. 19; — und Röntgenstrahlen I. 77; — Temperaturgrenzen I. 36. 37.
Bakteriolysine I. 219.
Balken II. 417. 440.
Baß II. 180.
Bathmotrope Nerven I. 272. 275.
Bauchatmung I. 448.
Baucheingeweide, Gefäßnerven I. 328. 331.
Bauchpresse I. 431.
Bauchspeicheldrüse, s. Pankreas.
Bauchspeichel im Magen I. 431; — verschiedene Arten I. 423.
Bauchsympathicus, s. Sympathicus.
Becquerel-Strahlen I. 78.
Befruchtung II. 477.
Begattung II. 477.
Begrenzungsschicht der Zellen I. 42.
Bekleidung I. 574.
Belastung und Muskelarbeit II. 34.
Belegzellen I. 385.
Bells Lehrsatz, s. Magendies Lehrsatz.
Benzoësäure I. 537.
Benzoylessigsäure I. 537.
Benzoylglykokoll I. 544.
Bequeme Haltung II. 65.
Berührungsempfindungen II. 96.
Beschleunigende Herznerven I. 274.
Beschleunigungsempfindung II. 132.
Bestandteile, anorganische, bei Pflanzen I. 29; — — bei Tieren I. 30; — chemische des Körpers I. 90.
Beugung des Lichtes im Auge II. 226.
Bewegungen bei der Atmung I. 442; — des Auges II. 289; — des Darmes I. 413; — der Elementarorganismen I. 55; — des Herzens I. 227; — des Kehlkopfes II. 174; — des Magens I. 409; — der Muskeln II. 1; — durch Quellung I. 58; — der Rippen I. 445; — der Speiseröhre I. 403; — der Stimmbänder bei der Atmung I. 454; — der Stimmbänder bei der Stimmbildung II. 176; — durch Veränderung des spezifischen Gewichtes I. 58; — durch Veränderung des Turgors I. 58; — des Verdauungsrohres I. 401; — des Zwerchfells I. 447. S. auch die einzelnen Organe und Organsysteme.
Bewegungen, Wahrnehmung aktiver II. 114; — — passiver II. 113.
Bewegungsempfindungen II. 111; — physiologische Bedeutung II. 116; — Reizschwelle II. 83; — Rindenfelder II. 429; — Unterschiedsempfindlichkeit II. 85.
Bewegungssinn II. 111.
Bewegungsstörungen, s. Ataxie.
Bewußtsein II. 71.
Bilanzversuch I. 119.
Bild, optisches II. 192.
Bilder auf der Netzhaut II. 203.
Bildung lebendiger Substanz I. 84. 166.
Biliprasin I. 364.
Bilirubin I. 364. 365.
Biliverdin I. 364.
Biliverdinsäure I. 365.
Binokulares Blickfeld II. 294; — Sehen II. 299.
Bitterer Geschmack II. 137.
Bitterstoffe, Einwirkung auf die Magensekretion I. 380.
Biuretreaktion I. 99.
Blase, s. Harnblase.
Blasengalle I. 365.
Blendung der Netzhaut II. 265.
Blickfeld II. 294.
Blinddarm I. 418. 430.
Blinder Fleck II. 207.
Blut I. 38. 204; — arterielles und venöses I. 479; — durchsichtiges I. 209; — Gasmenge I. 479; — Gasspannung I. 480; — geformte Bestandteile I. 206; — Gerinnung I. 220; — Kohlensäure I. 478; — Reaktion I. 204; — Sauerstoff I. 209. 474. 479; — Veränderung in den Drüsen I. 370; — Viskosität I. 298; — quantitative Zusammensetzung I. 225.
Blutbewegung, allgemeine Übersicht I. 226.
Blutdruck in den Arterien I. 293; — und Blutmenge im Körper I. 299; — und Blutmenge in den Venen I. 295; — im Herzen I. 237; — und Herztätigkeit I. 279; — in den Kapillaren I. 317; — im Lungenkreislauf I. 237. 323; — beim Menschen I. 291; — Methodik I. 290; — und Muskelarbeit II. 55; — normale Schwankungen I. 300; — Reflexe I. 332; — respiratorische Variationen I. 324; — in verschiedenen Arterien I. 300; — in den Venen I. 318; — und Viskosität I. 298; — und Widerstand I. 295; — und Zustand des Kreislaufes I. 297.

Blutdruckkurve I. 11. 238. 239. 240. 241. 295. 296. 297. 301. 307. 308.
Blutegel I. 34.
Blutentziehung I. 300.
Blutfarbstoffe, s. Hämoglobin.
Blutgase I. 472. 474; — Menge I. 479; — Spannung I. 480; — Verteilung auf Körperchen und Plasma I. 480.
Blutgefäße, s. Arterien, Kapillaren, Venen.
Blutgerinnung I. 220.
Blutgeschwindigkeit in der Aorta I. 293; — in den Arterien I. 291. 301; — in den Kapillaren I. 316; — Methoden I. 292; — Variationen während eines Herzschlages I. 301; — Variationen beim Menschen I. 302; — in den Venen I. 319.
Blutkörperchen I. 206; — farblose I. 213; s. Leukozyten; — rote I. 19. 206; — Anzahl I. 206; — Durchlässigkeit I. 41; — Gasmenge I. 480; — Gewicht in 100 Teilen Blut I. 208; — Hämoglobingehalt I. 210; — Kern I. 19; — Neubildung I. 208; — spezifisches Gewicht I. 207; — Stroma I. 209; — Zerstörung I. 208; — Zusammensetzung I. 225.
Blutkreislauf, s. Kreislauf.
Blutkristalle I. 208. 210.
Blutkuchen I. 215.
Blutmenge I. 205; — und Blutdruck I. 299; — der einzelnen Organe I. 341.
Blutplättchen I. 214; — und Gerinnung I. 222.
Blutplasma I. 214; — Schutzstoffe I. 218.
Blutserum I. 214; — Zusammensetzung I. 225.
Blutströmung in den Arterien I. 288; — in den Gefäßen I. 283; — in den Kapillaren I. 314; — im Lungenkreislauf I. 321; — in den Venen I. 317.
Blutung, menstruale II. 484.
Blutverteilung im Körper I. 340.
Blutzufuhr nach dem rechten Herzen I. 246; — nach den einzelnen Organen I. 341.
Bogengänge II. 120; — und Auge II. 296; — Ausschaltung II. 124; — beim Menschen II. 133; — Reizung II. 128.
Bowman-Müllers Kapsel I. 548.
Brechung des Lichtes II. 187.
Brechungsvermögen II. 188; — der Augenmedien II. 200.
Brechungswinkel II. 188.
Brechzentrum I. 413.
Brennlinien II. 221.
Brennpunkte II. 191. 196; 197; — des Auges II. 201; — bei der Akkommodation II. 236.
Brennstrecke beim Astigmatismus II. 221.
Brennweite II. 191.
Brenztraubensäure I. 535.
Brillen II. 214; — zylindrische II. 223.
Brocas Windung II. 445.
Bronchiales Geräusch I. 457.
Bronchialmuskeln I. 459.
Bronchien I. 454.
Brücke II. 382.
Brunnersche Drüsen I. 367. 400.
Brustatmung I. 445. 448.
Brustdrüse, s. Milchdrüse.
Brustgang I. 438. 492.
Brusthöhle, Ansaugung I. 246. 443.
Brustkasten I. 445.
Brststimme II. 178.
Brustsympathicus, s. Sympathicus.
Burdachs Stränge II. 357.
Butter II. 491.

Cachexia strumipriva I. 504.
Calcarina, Fissura II. 435.
Calcium und Bauchspeichel I. 360; — bei der Blutgerinnung I. 221; — und Chemotaxis I. 72; — bei der Milchgerinnung I. 357; — bei den Pflanzen I. 26. 29; — bei den Protisten I. 31; — bei dem Stoffwechsel I. 184; — bei den Tieren I. 30.
Capsula interna, s. Innere Kapsel.
Carcinus, Reflexbewegung II. 347.
Cardia I. 409; — Eröffnung beim Schlucken I. 407.
Carnaubinsäure I. 106.
Carnaubon I. 106.
Carniferrin I. 441.
Cerebrum II. 366.
Chemie I. 4.
Chemische Bestandteile des Körpers I. 90.
Chemische Erreger der Leber I. 394; — — der Magenschleimhaut I. 381; — — des Pankreas I. 389.
Chemische Methoden I. 4.
Chemische Reizung I. 70.
Chemische Veränderungen der eingeatmeten Luft I. 485; — des tätigen Muskels II. 31; — der Nahrungsstoffe beim Abbau im Körper I. 525; — der Nahrungsstoffe bei der Verdauung I. 344; — des tätigen Nerven II. 32; — vgl. die einzelnen Organe.
Chemosynthese I. 29.
Chemotaxis I. 71.

Chemotaxis und Calcium I. 72.
Cheyne-Stokes' Atmung I. 471.
Chiasma nervorum opticorum II. 436.
Chlor I. 30.
Chlorabgabe des Körpers I. 180.
Chlornatrium, s. Kochsalz.
Chloroform I. 5.
Chlorophyll I. 27. 29. 212.
Chlorophyllkörner I. 26; — Lageveränderungen I. 55.
Chloroplasten I. 27.
Chlorwasserstoff, s. Salzsäure.
Cholalsäure I. 363.
Choleïnsäure I. 363.
Cholesterin I. 108. 110.
Cholin I. 106. 501.
Cholohämatin I. 395.
Chondroïtin I. 104.
Chondroïtinschwefelsäure I. 104. 545.
Chondromukoïd I. 110.
Chondroproteïde I. 104.
Chondrosin I. 104.
Chorda tympani als Absonderungsnerv I. 370; — als Gefäßnerv I. 330.
Chordaspeichel I. 370.
Chromatische Abweichung II. 188; — — im Auge II. 225.
Chromophyll I. 28.
Chronotrope Nerven I. 272. 275.
Chylus I. 436.
Chylusgefäße I. 436. 492.
Chymosin I. 356. 387.
Chymus I. 411. 426.
Cisterna chyli I. 492.
Clarkes Säulen II. 314. 357.
Claustrum II. 405.
Climacterium I. 503; II. 485.
Clostridium I. 29.
Clupeïn I. 104.
Cochlearis II. 163.
Coecum I. 418. 430.
Coïtus, s. Begattung.
Colliculus seminalis II. 481.
Colon I. 418.
Colostrum II. 494.
Commissura mollis II. 388.
Cornea, s. Hornhaut.
Corpora quadrigemina, s. Vierhügel.
Corpus callosum, s. Balken.
Corpus luteum II. 483.
Corpus striatum, s. Streifenhügel.
Corpus subthalamicum II. 388.
Cortis Organ II. 165.
Cortis Pfeiler II. 165.
Cowpers Drüsen II. 480.
Crista acustica II. 122.
Ctenolabrus I. 33.
Cumulus oophorus II. 482.
Curare I. 6.
Cyklopterin I. 104.
Cyprenin I. 104.
Vgl. auch **K** und **Z**.

Daltons Gesetz I. 473.
Darm, Aufsaugung I. 434; — Ausschaltung I. 429; — Eiweißverdauung I. 425; — Fettverdauung I. 426; — Kohlehydratverdauung I. 428; — Wirkung des Magensaftes I. 425.
Darmbakterien I. 426. 428.
Darmbewegungen I. 413; — Erreger I. 416; — Innervation I. 415; — Zentren I. 417.
Darmdrüsen I. 398; — Innervation I. 398.
Darmentleerung I. 430.
Darmenzyme I. 366. 400.
Darmepithel und Fettaufnahme I. 437.
Darmfäulnis I. 428.
Darmfistel I. 345.
Darmgase I. 118. 484.
Darmsaft, Absonderung I. 398; — Eigenschaften I. 366; — im Magen I. 423; — Einwirkung auf den Pankreassaft I. 360.
Darmsteapsin I. 366.
Darmverdauung I. 390.
Decidua menstrualis II. 485; — reflexa II. 485; — vera II. 485.
Defäkation I. 431.
Defibrinieren I. 214.
Degeneration II. 319.
Delomorphe Zellen I. 385.
Demarkationsstrom I. 63.
Denaturierung der Eiweißkörper I. 92.
Dendriten II. 310.
Depressor I. 276. 332.
Deuteroalbumose I. 355.
Deuteroanope II. 281.
Dextrin I. 110. 349.
Dextrose I. 109. 532. 533; — Zustand im Blute I. 217.
Diabetes mellitus I. 173. 533; — nach Pankreasexstirpation I. 173. 512; — nach Phloridzinvergiftung 173.
Diätetik I. 422.
Diaminodithiodilaktylsäure I. 94.
Diaminokapronsäure I. 94.
Diaminosäuren I. 94.
Diaminostickstoff I. 97.
Diaminotrioxydodekansäure I. 96.
Diaminovaleriansäure I. 88.
Diaphragma, s. Zwerchfell.
Diaphragmatische Atmung I. 447. 450.
Diastase I. 47.
Diastatisches Enzym I. 345; — im Darmsaft I. 366; — in der Galle I. 364; — im Pankreassaft I. 359; — im Speichel I. 349; — Verhalten im Magen I. 420.
Diastole I. 227; — Dauer I. 242; — Herzfüllung I. 246.
Dichromatisches Farbensystem II. 280.
Dichte des elektrischen Stromes II. 14.
Dickdarm, Absonderung I. 400; — Aufsaugung I.

435; — Bewegung I. 418; — Verdauung I. 429.
Dickdarmdrüsen I. 367. 400.
Diencephalon II. 366.
Differenztöne II. 169.
Digestion, s. Verdauung.
Dikrotie des Pulses I. 310.
Dilatator pupillae II. 228; — Zentrum II. 230.
Dileptus I. 21.
Dimethylketon I. 534.
Dionaea muscipula I. 65.
Dioptrik, s. Lichtbrechung.
Dioxypyrimidin I. 103.
Direktes Sehen II. 203.
Disaccharide I. 109.
Disparate Punkte und Tiefenwahrnehmungen II. 305.
Dissimilation I. 27. 33. 67; — bei den Pflanzen I. 33; — im Auge II. 284.
Dissonanz II. 172.
Dissoziation bei Gasen I. 473.
Donders' Gesetz II. 294.
Doppelbilder II. 300.
Doppelbrechung I. 24.
Dotterelemente im Ei II. 482.
Drehpunkt des Auges II. 290.
Drehungsachsen der Augenmuskeln II. 290.
Dreifarbentheorie II. 278.
Dromotrope Nerven I. 272. 275.
Drosera I. 47.
Druck des Blutes, s. Blutdruck.
Druck in der Aorta I. 12; — in den Arterien I. 293; — im Herzen I. 235; — intrakranialer II. 464; — intraokularer II. 308; — intrathorakaler I. 443; — intrauteriner II. 486; — in den Luftwegen I. 455; — in der Lungenarterie I. 322; — im Magen I. 409; — in der Mundhöhle I. 403; — osmotischer der Zellen I. 45; — und Pulsfrequenz I. 295; — Variationen I. 294.
Druckempfindungen II. 96; — Reizschwelle II. 81; — — Unterschiedsschwelle II. 85.
Druckkurve, intrakardiale I. 237. 238. 239. 240. 241; vgl. Blutdruck.
Druckpunkte II. 96; — Reizschwelle II. 81.
Drucksenkung, reflektorische I. 333.
Drucksinn II. 96.
Drucksteigerung, reflektorische I. 333.
Drüsen, elektrische Erscheinungen I. 63. 369; — morphologische Veränderungen I. 369; — Wärmebildung I. 369; vgl. die einzelnen Drüsen.
Ductus ejaculatorius II. 481.
Dünndarm, Absonderung I. 399; — Aufsaugung I. 434; — Ausschaltung I. 429; — Bewegungen I. 413; — Verdauung I. 425.
Dulzit I. 108.
Dunkeladaptation II. 265; — Helligkeit des Spektrums II. 268.
Duodenum, Einfluß auf die Magenabsonderung I. 382; — Einfluß auf die Magenentleerung I. 411.
Durchsichtigkeit der Augenmedien II. 217.
Dyspnoë I. 469. 471.
Dytiscus I. 20.

Echinodermen, Galvanotaxis I. 81; — Geotaxis I. 73.
Eck'sche Fistel I. 321. 397. 527.
Edestin I. 96.
Ei I. 19; II. 482.
Eidotter I. 19.
Eier, Chemotaxis I. 72.
Eierstock II. 482; — der Insekten I. 21; — innere Sekretion I. 503; II. 495; vgl. Ovarium.
Eileiter II. 483.
Eilösung II. 483.
Einfachsehen mit zwei Augen II. 302.
Einfallswinkel II. 188.
Eingelenkige Muskeln II. 61.
Einnahmen des Körpers I. 112.
Einschlüsse in den Zellen I. 25.
Eintrocknen von Elementarorganismen I. 23.
Eisen, Abfuhrwege I. 441; — Aufsaugung I. 440; — Ausscheidung I. 441; — im Hämoglobin I. 211; — in der Milch II. 493; — bei den Pflanzen I. 29; — bei den Tieren I. 32.
Eiweiß (Chemie), s. Eiweißkörper.
Eiweiß (Physiologie), Abbau I. 525; — Abfuhrwege I. 439; — Aufsaugung I. 438; — Ausnützung I. 189; — Bedarf I. 197; — Bedeutung beim Stoffwechsel I. 130; — Bestimmung in den Nahrungsmitteln I. 112; — Darmverdauung I. 425; — als Fettbildner I. 175; — Gesamtstoffwechsel I. 134; — als Glykogenbildner I. 172. 173. 531; — im Harn I. 545; — Magenverdauung I. 421; — Nahrungseiweiß I. 186; — Nutzeffekt I. 122; — Organeiweiß I. 186; — phosphorhaltiges I. 181; — Umsatz bei Hunger I. 127; — Verbrennungswert I. 121; — Verdauungsprodukte, Nährwert I. 139; — Zerfall bei Muskelarbeit I. 149.
Eiweißansatz I. 162; — beim Erwachsenen I. 165; — bei Rekonvaleszenten I. 166; — bei Schwangeren

I. 166; — bei wachsenden Individuen I. 167.
Eiweißdrüsen I. 347; — morphologische Veränderungen I. 376.
Eiweißfällende Substanzen im Harn I. 545.
Eiweißhunger I. 174.
Eiweißkörper (Chemie) I. 90; — Abbau I. 525; — Aussalzung I. 92. 189; — Bildung I. 28; — denaturierte I. 91; — einfache I. 90; — Einteilung I. 99; — Fällbarkeit I. 91; — Farbenreaktionen I. 98; — Gerinnung I. 92; — körpereigenes I. 168; — Kohlehydratgruppe I. 94. 96; — Konstitution I. 93; — Löslichkeit I. 91; — in der Milch II. 493; — Molekulargewicht I. 98; — native I. 99; — Verdauung I. 353. 360. 366; — Verbrennungswert I. 121; — Zersetzungsprodukte I. 525; — zusammengesetzte I. 101; — Zusammensetzung I. 110.
Eiweißkristalle I. 91.
Eiweißminimum I. 135.
Eiweißsynthese im Körper I. 140.
Eiweißverdauung im Darme I. 425; — im Magen I. 354. 421; — durch den Pankreassaft I. 360.
Eiweißzerfall bei körperlicher Arbeit I. 150; — bei verschiedenen Arten von Eiweiß I. 137; — prämortale Steigerung I. 127; — stündliche Variationen I. 131; — bei verschiedenen Eiweißmengen I. 130.
Ejakulation II. 480.
Ekelhafter Geschmack II. 138.
Elastin I. 105. 110.
Elastische Röhren, Strömung I. 287; — Wellenbewegung I. 304.
Elastisches Manometer I. 11.
Elastizität der Arterien I. 288; — Bedeutung für den Blutstrom I. 287; — der Lungen I. 442; — des Muskels II. 3; — der Venen I. 317.
Elektrische Erscheinungen bei den Drüsen I. 63. 369; — bei der Haut I. 63; — beim Muskel I. 62; II. 27; — bei den Nerven I. 62; II. 27; — bei der Netzhaut II. 259; — bei den Pflanzen I. 64; — bei der Stärkebildung I. 65; — bei den Verdauungsdrüsen I. 369; — beim zentralen Nervensystem II. 323. 363.
Elektrische Fische I. 66.
Elektrische Reizung I. 80; — beim Menschen II. 22; — Methodik II. 11; — der Muskeln und Nerven II. 14.
Elektrischer Geschmack II. 141.
Elektrischer Strom, tödliche Wirkung I. 82.
Elektrisches Signal I. 11.
Elektrizitätsproduktion bei den Organismen I. 61.
Elektroden, unpolarisierbare II. 12.
Elektrokardiogramm I. 251.
Elektromagnetische Schwingungen und Enzyme I. 50.
Elektrotonus II. 30; — Erregbarkeitsveränderungen II. 19.
Elementarorganismen I. 17; — Abgabe der Zersetzungsprodukte I. 54; — Anpassung für das umgebende Medium I. 37; — Aufnahme fester Körper I. 45; — Bewegungserscheinungen I. 55; — äußere Begrenzungsschicht I. 42; — chemische Reizung I. 70; — elektrische Reizung I. 80; — Elektrizitätsproduktion I. 61; — Lebenserscheinungen I. 27; — Lichtproduktion I. 59; — Lichtreizung I. 75; — mechanische Reizung I. 73; — oxydative Vorgänge I. 51; — Reizung I. 66; — Sekretion I. 54; — Stoffaufnahme I. 27; — Stoffwechselprodukte I. 53; — Temperaturabhängigkeit I. 35; — ultraviolette Strahlen I. 77; — Verdauung I. 46; — Wärmebildung I. 60; — Wärmereizung I. 79.
Elemente im Tierkörper I. 30; — Verteilung auf die einzelnen Ausscheidungen I. 116.
Emmetropie II. 212; — Akkommodation II. 232.
Empfindung II. 73; — Modalität II. 76; — Projektion nach außen II. 78; — Qualität II. 76; — Reizschwelle II. 81.
Empfindung und Reiz, qualitative Beziehungen II. 73; — quantitative Beziehungen II. 80.
Emulgierung im Darme I. 426. 436.
Emulsin I. 367.
Encephalon II. 366.
Endhirn II. 367.
Endolymphe II. 128. 161. 163.
Energie, Erhaltung der I. 2; — Aufspeicherung bei der Assimilation I. 32; — Ausnützung der Energie der Kost I. 190; — potentielle der Nahrungsstoffe I. 121.
Energie, spezifische der Sinnesnerven II. 79.
Energiewechsel I. 123.
Energiezufuhr, Verteilung auf die einzelnen Nahrungsstoffe I. 196.

Entartung, s. Degeneration.
Enterokinase I. 360. 367.
Entfernungsschätzung II. 304.
Entleerung des Dickdarmes I. 418; — des Harns I. 557; — des Magens I. 411.
Entoptische Erscheinungen II. 217.
Entwicklung, s. Wachstum.
Enzyme I. 46; — Adsorption I. 49; — im Blute I. 217; — chemische Natur I. 48; — im Harn I. 546; — Maß ihrer Wirkung I. 346; — in den Nahrungsmitteln I. 344; — oxydative I. 52; — und Radium I. 78; — und Reaktion I. 49; — Reversibilität I. 50; — und Salze I. 49; — Spezifizität I. 47; — synthetische Vorgänge I. 50; — bei der Verdauung I. 345; — Vorstadien I. 48. 345; vgl. die einzelnen Enzyme und Verdauungsflüssigkeiten.
Enzymwirkung, quantitatives Verhalten I. 346.
Epidermiszellen bei den Pflanzen I. 21.
Epiglottis, laryngoskopisches Bild II. 178; — beim Schlucken I. 407.
Epilepsie II. 418.
Epithalamus II. 366.
Epithelkörperchen, s. Nebenschilddrüsen.
Erbrechen I. 412.
Erbsen, Wärmebildung I. 61.
Erektion II. 352. 480; — Zentrum II. 352.
Erepsin I. 356. 366.
Erfolgsorgan der Nerven II. 3.
Erfrieren I. 36. 570.
Ergograph II. 45.
Ergographische Kurve II. 46.
Erhaltung der Energie I. 2; — im Körper I. 123.
Erhöhung der Körpertemperatur I. 36. 571.
Erholung I. 88; — der Muskeln II. 41; — der Nerven II. 44; — der Netzhaut II. 264.
Erigentes I. 331. 418. 431. 539; II. 481. 488.
Erkenntnistheorie I. 5.
Ermüdung I. 88; — des Gehirns II. 462; — beim Menschen II. 44; — der Muskeln II. 41; — der Nerven II. 44; — der Nervenzentren II. 48; — der Netzhaut II. 264; — des Ohres II. 164.
Ermüdungsstoffe I. 88.
Ernährung I. 111. 189; — des Auges II. 308; — des Herzens I. 254; — im jugendlichen Alter I. 199; — des erwachsenen Menschen I. 192; vgl. Nahrung, Nahrungsbedarf.
Eröffnungsperiode II. 486.
Erregbarkeit I. 69; — Einfluß des konstanten Stromes II. 19; — Einfluß der Wärme I. 79.
Erreger, spezifische, bei der Absonderung I. 368.
Erregung I. 66; — Fortpflanzung durch das Herz I. 263; — Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den Muskeln II. 9. 15; — Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den Nerven II. 10.
Erregungsgesetz, polares I. 80; II. 17.
Erregungsleitung I. 83.
Erstickung und Atmung I. 471; — Blutgase I. 480; — Einwirkung auf verschiedene Zentren II. 328.
Erucasäure I. 176.
Erythrodextrin I. 110. 349.
Eßlust, Bedeutung für die Verdauung I. 418.
Eudendrium I. 86.
Euglobulin I. 216.
Exkremente, s. Kot.
Exkrete, s. Ausscheidungen.
Expansionsbewegung I. 56.
Explosion I. 67.
Explosivlaute II. 186.
Exspiration I. 443. 449; — aktive I. 450; — Druckveränderungen in der Brusthöhle I. 246. 348. 443; — Druckveränderungen in den Luftwegen I. 456; — Einwirkung auf den arteriellen Blutdruck I. 325; — Kraft I. 456.
Exspirierte Luft, giftige Bestandteile I. 487; — Volumen I. 487; — Zusammensetzung I. 485.
Extraktivstoffe, Nährwert I. 147.
Extremitäten, gefäßerweiternde Nerven I. 331; — gefäßverengende Nerven I. 328.

Facialis als mimischer Nerv II. 465; vgl. Chorda.
Faeces, s. Kot.
Fällungsreaktionen des Eiweißes I. 91.
Fäulnis I. 89; — im Darme I. 426. 429.
Farben II. 253. 270; — Gegenfarben II. 284; — komplementäre II. 276; — Theorie II. 278; — Unterschiedsempfindlichkeit II. 271; — Verlauf der Erregung II. 263.
Farbenaddition II. 274.
Farbenblindheit II. 280.
Farbenempfindungen II. 270.
Farbeninduktion II. 273.
Farbenkreisel II. 274.
Farbenmischung II. 274.
Farbenreaktionen des Eiweißes I. 98.
Farbensinn II. 270; — in der Peripherie der Netzhaut II. 282.

Farbensubtraktion II. 275.
Farbensystem, dichromatisches II. 280; — monochromatisches II. 269; — trichromatisches II. 279.
Farbentheorien II. 278.
Farbenton II. 271.
Farbenzerstreuung im Auge II. 225.
Farbiges Nachbild II. 273.
Farblose Blutkörperchen, s. Leukozyten.
Farbstoffe im Blute I. 209; — in der Galle I. 364; — im Harn I. 545; — im Muskel II. 6; — in der Netzhaut II. 254.
Farnspermatozoën I. 71.
Faserstoff, s. Fibrin.
Federbekleidung als Wärmeschutz I. 575.
Fellinsäure I. 363.
Fenster, ovales II. 160; — rundes II. 161.
Ferment I. 53.
Fernpunkt II. 213.
Festigkeit der Arterien I. 289; — der Venen I. 318.
Fett I. 107. 110; — Abbau I. 535; — Abfuhrwege aus dem Darm I. 438; — Ansatz I. 161; — und Arbeit I. 153; — Aufsaugung I. 426. 437; — Ausnützung I. 190; — Bestimmung I. 112; — Darmverdauung I. 426; — als Eiweißersparer I. 163; — als Erreger des Pankreas I. 390; — als Fettbildner I. 176; — als Glykogenbildner I. 173; — Magenverdauung I. 420; — in der Nahrung I. 112; — Stoffwechsel I. 141; — Stoffwechsel bei Hunger I. 141; — Verbrennungswärme I. 121.
Fettdegeneration I. 175.
Fettemulsion I. 426.
Fettgewebe als Wärmeschutz I. 575.
Fettinfiltration I. 175.
Fettmast I. 177.
Fettsäuren als Erreger des Pankreas I. 390; — als Fettbildner I. 176; — Nährwert I. 142.
Fettspaltendes Enzym, s. Steapsin.
Fettspaltung im Magen I. 358. 420; — im Darme I. 362. 366. 427.
Fettsynthese I. 437.
Fettwanderung I. 175. 535.
Fettzellen I. 25.
Fibrilläre Kontraktionen des Herzens I. 82. 259. 270.
Fibrillen, s. Nervfibrillen.
Fibrin I. 101. 214. 221.
Fibrinbildung I. 214. 223.
Fibrinenzym I. 222.
Fibringlobulin I. 223.
Filtration und Drüsentätigkeit I. 371; — und Harnausscheidung I. 549; — und Lymphbildung I. 492.
Fimbrien II. 483.
Fische, elektrische I 66; — — Geotaxis I. 74; — ohne Großhirn II. 389; — Schwimmblase I. 482; — niedrigste Temperatur I. 36.
Fistel I. 344; — Darm- I. 345; — Ecks I. 526; — Fundus- I. 380; — Magen- I. 344; — Oesophagus- I. 351; — Pankreas- I. 345; — Pylorus- I 384.
Fistelstimme II. 171.
Fixation mit dem Auge II. 293.
Flagellaten I. 37.
Flechsigs Bündel II. 358.
Flechten I. 26.
Fleck, blinder II. 207; — gelber II. 249.
Fleisch als Nahrungsmittel I. 203.
Fleischfressende Pflanzen I. 47.
Fleischsäure I. 441.
Fliegende Mücken II. 218.
Flimmerbewegung I. 57.
Flimmerepithel der Gebärmutter II. 484; — der Luftwege I. 458.
Flimmerhaare I. 57.
Flimmern des Herzens I. 82. 259. 270.
Flimmerzellen I. 57.
Flüssigkeiten, Gasabsorption I. 472.
Flüstern II. 181.
Fluor I. 32.
Fluoreszenz der Augenmedien II. 253. 255.
Förderungsnerven, s. Beschleunigende Herznerven.
Follikel, Graafscher II. 482.
Formaldehyd, Bildung I. 27; — in den Pflanzen I. 28; — als Produkt der Assimilation I. 27.
Formanten II. 184.
Fornicatus, Gyrus II. 432.
Fortpflanzung II. 477.
Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Muskel II. 9; — in den Nerven II. 10; — im zentralen Nervensystem II. 353.
Fouriers Regel II. 154.
Fovea centralis der Netzhaut II. 203.
Frauen, Nahrungsbedarf I. 199.
Frauenmilch II. 489.
Frauenstimme II. 180.
Freßlust und Magensekretion I. 379.
Fritillaria I. 25.
Frontalwindungen II. 408. 451.
Frosch, Geotaxis I. 74; — ohne Großhirn II. 391; — osmotisches Verhalten I. 40; — ohne Sauerstoff I. 34; — niedrigste Temperatur I 36.
Froschlarven, Galvanotaxis I. 81.
Froschstrom I. 61.
Fruchtzucker, s. Lävulose.
Früchte als Nahrungsmittel I. 204.

Fruktose, s. Lävulose.
Fühlsphäre II. 429.
Fundamentalfarben II. 278. 289.
Fundulus I. 30. 37. 40.
Fundus, Bewegungen I. 409; — Sekretion I. 384.
Fundusdrüsen I. 381. 384.
Fundusfistel I. 380.

Gähnen I. 455.
Gärung I. 35. 51. 108.
Galaktose I. 106. 108. 109.
Galle I. 363. 369; — Abfluß in den Darm I. 397; — Absonderung I. 393; — — und Blutzufuhr I. 396; — antiseptische Eigenschaften I. 429; — feste Bestandteile I. 395; — Eintritt im Magen I. 423; — Einwirkung auf amylolytische Enzyme I. 364; — — auf das Pankreassteapsin I. 364; — Enzyme I. 364; — intermediärer Kreislauf I. 395; — Lösungsmittel für Fettsäuren I. 427; — Verdauung nach Ausschluß der Galle I. 427; — Zusammensetzung I. 365.
Gallenblase I. 397; — Entleerung I. 398.
Gallenfarbstoffe I. 363. 364; — im Harn I. 545. 546; — Ursprung I. 365.
Gallenfistel I. 345; — amphibole I. 345.
Gallenfisteltiere, Darmfäulnis I. 429.
Gallensäuren I. 363.
Gallenstauung I. 397.
Gallentreibende Substanzen I. 394.
Gallenwege I. 397.
Galvanische Erscheinungen, s. Elektrische Erscheinungen.
Galvanotaxis I. 81.
Galvanotropismus I. 86.
Gang II. 69; — Muskeltätigkeit II. 71; — Stoffwechsel II. 73.
Ganglien, periphere, als Gefäßzentren I. 335; — zentrale Leistungen II. 343.
Ganglienzellen II. 310; — und Blutzufuhr II. 327; — Leistungen II. 318; — im Herzen I. 273; — Neubildung II. 330; — nutritive Aufgabe II. 319; — physiologische Reize II. 323; — Reaktionsweise II. 324; — Regeneration II. 330; — morphologische Veränderungen II. 329; — Verbindungen II. 311.
Gase, Absorption in Flüssigkeiten I. 472; — des Blutes I. 479. 480. 482; — der Gewebsflüssigkeit I. 490; — Verteilung auf Körperchen und Plasma I. 480.
Gasförmige Exkrete I. 114.
Gasspannung in Flüssigkeiten I. 473; — im Blute I. 480. 482.
Gaswechsel, respiratorischer I. 481; — Grundlage für die Berechnung des Gesamtstoffwechsels I. 124; — zwischen Blut und Alveolarluft I. 481; — zwischen Blut und Gewebsflüssigkeit I. 484.
Gaumensegel beim Schlucken I. 406.
Gebärmutter II. 484; — Innervation II. 488.
Geburt II. 486.
Gedächtnisspuren II. 455.
Gefäße, Blutströmung I. 283.
Gefäßerweiternde Nerven I. 329.
Gefäßknäuel I. 547.
Gefäßnerven I. 327. 335; — Antagonismus I. 330; — Einwirkung auf die Blutverteilung I. 341.
Gefäßreflexe I. 331.
Gefäßtonus I. 327. 335.
Gefäßverengende Nerven I. 327.
Gefühle II. 75. 104.
Gefühlsnerven II. 98; — Rindenfeld II. 429.
Gefühlsstimmung II. 75.
Gegenfarben II. 284; — Theorie der II. 284.
Gehen, s. Gang.
Gehirn, Blutzufuhr I. 342; — Einteilung II. 366; — Ermüdung und Erholung II. 462; — Gefäßnerven I. 328; — Temperatur II. 463; vgl. die einzelnen Hirnteile.
Gehirnbewegung II. 461.
Gehirnerkrankungen II. 366.
Gehirnnerven II. 465.
Gehirnrinde, s. Großhirn.
Gehör, absolutes II. 168; — bei den Fischen II. 123; — relatives II. 168.
Gehörempfindungen II. 147; — Reaktionszeit II. 458; — Reizschwelle II. 83; — Rindenfeld II. 433; — Unterschiedsempfindlichkeit II. 86.
Gehörgang, äußerer II. 156.
Gehörknöchelchen II. 158.
Gehörnerv, Reizung II. 163.
Gehörorgan II. 156.
Gehörsinn II. 74.
Geißeln I 57.
Geistige Arbeit II. 449. 461.
Gelbblaublindheit II. 286.
Gelber Fleck II. 249.
Gelber Körper II. 483.
Gelenke II. 61.
Gemeingefühle, s. Gefühle.
Gemischte Kost I. 204.
Generatio aequivoca I. 18.
Generationsorgane II. 477; — Gefäßnerven I. 328. 331.
Genußmittel I. 185.
Geotaxis I. 73.
Geotropismus I. 85. 86.
Geräusch II. 148; — Reizschwelle II. 83; — Unterschiedsempfindlichkeit II. 86.

Gerinnung und Albumosen I. 356; — des Blutes I. 220; — des Drüsenblutes I. 370; — der Eiweißkörper I. 101; — intravaskuläre I. 220. 224; — der Milch I. 357; II. 490; — und Temperatur I. 215.
Gerinnungshemmende Substanzen I. 221. 356.
Geronnenes Eiweiß I. 92.
Geruchsempfindungen II. 141; — Reizschwelle II. 145; — Reaktionszeit II. 458; — Rindenfeld II. 432.
Geruchsnerven, verschiedene II. 142.
Geruchsqualitäten II. 145.
Geruchssinn I. 73; II. 74.
Gesamtstoffwechsel, berechnet aus dem Gaswechsel I. 124; — bei Eiweißzufuhr I. 134; — bei Fettzufuhr I. 141; — beim Hunger I. 126; — bei Kohlehydraten I. 143; — während der Verdauung I. 145.
Geschlecht und Pulsfrequenz I. 282.
Geschlechtsdrüsen, akzessorische beim Manne II. 479.
Geschlechtsorgane, männliche II. 478; — weibliche II. 482.
Geschlechtsreife, s. Pubertät.
Geschmacksempfindungen II. 136; — Nerven II. 137; — Reaktionszeit II. 458; — Reizschwelle II. 140; — Rindenfeld II. 432; — Unterschiedsschwelle II. 88.
Geschmacksknospen II. 136.
Geschmacksnerven II. 137.
Geschmacksqualitäten II. 137.
Geschmackssinn II. 74.
Geschwindigkeit der Erregung, s. Fortpflanzungsgeschwindigkeit.
Geschwindigkeit des Blutes in den Arterien I. 291. 293. 301; — in den Kapillaren I. 316; — der Pulswelle I. 310; — in den Venen I. 319.
Gesicht, Gefäßnerven I. 328. 331; — mimische Nerven II. 465; — sensible Nerven II. 465.
Gesichtsempfindungen II. 249; — Reaktionszeit II. 458; — Reizschwelle II. 83; — Rindenfeld II. 434; — Unterschiedsschwelle II. 87.
Gesichtsfeld II. 204; — Wettstreit II. 303.
Gesichtslinie II. 202. 223; — Winkel α II. 223.
Gesichtsmaske I. 114.
Gesichtsmuskeln II. 466.
Gesichtssinn II. 74.
Gesichtswahrnehmungen, Projektion nach außen II. 296.
Gesichtswinkel II. 209; — und Tiefenwahrnehmungen II. 304.
Getreidesamen I. 37.
Getreide als Nahrungsmittel I. 203.
Gewebe I. 1.
Gewebsflüssigkeit I. 38. 489; — Bewegung I. 491; — Bildung I. 492; — Gase I. 484. 490; — Zusammensetzung I. 490.
Gewerbliche Arbeit, Nahrungsbedarf I. 194.
Gewichtsschätzung II. 85. 112.
Gewürze und Aufsaugung I. 400.
Giftige Bestandteile in der exspirierten Luft I. 487.
Glaskörper, Brechungsvermögen II. 200; — entoptische Erscheinungen II. 218.
Glatte Muskeln, allgemeine Physiologie II. 52.
Gleichgewichtszustand II. 60.
Gliadin I. 95.
Globin I. 100. 211.
Globuline I. 100; — im Blute I. 216.
Globulin-Alkaliverbindungen und Kohlensäure I. 478.
Glomeruli I. 547.
Glomerulusfiltrat I. 549.
Glossopharyngeus II. 466; — und Atmung I. 468; — als Geschmacksnerv II. 137; — als Speichelnerv I. 370.
Glottis, s. Stimmritze.
Glukosamin I. 94. 104.
Glukose, s. Dextrose.
Glukoproteïde I. 100.
Glukuronsäure I. 104. 535. 538.
Glutaminsäure I. 94. 532.
Gluten I. 95.
Glutin I. 105.
Glutokyrin I. 355.
Glykocholsäure I. 363.
Glykogen I. 110. 169. 533; -Ansatz I. 171; — Bedeutung I. 175; — Bildung I. 170; — aus Eiweiß I. 172; — aus Fett I. 174; — beim Hunger I. 127; — aus Kohlehydraten I. 171; — in der Leber I. 170; — Menge I. 169; — Molekulargewicht I. 110; — bei Muskelarbeit I. 171; — in den Muskeln I. 170; — nach Pankreasexstirpation I. 513; — Vorkommen I. 169; — Zuckerbildung I. 533.
Glykokoll I. 93. 363. 537.
Glykol I. 536.
Glykolsäure I. 536.
Glykosurie I. 172. 513. 533.
Glyoxyldiureïd I. 530.
Glyoxylsäure I. 536.
Glyzerin, Nährwert I. 142.
Glyzerinaldehyd I. 532. 535.
Glyzerinsäure I. 536.
Glyzerylphosphorsäure I 106.

Golls Stränge II. 357.
Gowers' Bündel II. 358.
Graafs Follikel II. 482.
Graphische Methode I. 7. 13.
Gregarinen I. 58.
Greisenalter II. 497; — Stoffwechsel I. 162.
Gromia I. 44.
Großer Kreislauf I. 227.
Großhirn II. 366; — Ausschaltung II. 388; — Bedeutung nach Kleinhirnexstirpation II. 378; — Bedeutung nach Labyrinthzerstörung II. 128; — — Geschichte II. 402; — motorische Rindenfelder II. 406; — psychophysische Leistungen II. 438; — Reflexhemmung II. 337; — sensorische Rindenfelder II. 428; — vegetative Verrichtungen II. 426; Windungen, s. die einzelnen Windungen.
Großhirnganglien II. 405.
Großhirnkommissuren II. 417.
Großhirnrinde und Atembewegungen I. 463; — und Blase I. 560; — Darmbewegungen I. 417; — und Gefäße I. 336; — und Magenbewegungen I. 411; — und Magensaft I. 383; — und Speichel I. 375; — und Schweißsekretion I. 564; — und Sphincteren I. 431; vgl. Großhirn.
Großhirnschenkel II. 384.
Grünblindheit II. 281.
Grundfarben II. 278. 284.
Guanidin I. 93.
Guanin I. 103. 528. 529.
Guanosin I. 529.
Guanylsäure I. 103.
Gummi I. 116.
Gymnemasäure I. 139.
Gymnotus I. 66.

Haarbekleidung und Körpertemperatur I. 575.
Haare und Druckpunkte II. 98; — Muskeln, Innervation II. 347. 474.
Haarzellen II. 165.
Hämase I. 217.
Hämatin I. 212.
Hämatinsäure I. 212. 365.
Hämatoblasten I. 208.
Hämatogen I. 440.
Hämatoïdin I. 365.
Hämatoporphyrin I. 212.
Hämin I. 212.
Hämochrom I. 474.
Hämochromogen I. 211.
Hämodromograph I. 292.
Hämodynamik, s. Kreislauf.
Hämoglobin I. 102. 209; — und anorganische Eisenverbindungen I. 440; — und Gallenfarbstoffe I. 365; — und Kohlensäure I. 479; — Molekulargewicht I. 211; — und Sauerstoff I. 475; — Spektrum I. 210.
Hämopyrrol I. 212.
Halbvokale II. 185.
Halluzinationen II. 78.
Halssympathicus als Absonderungsnerv I. 370; — als Gefäßnerv I. 327; — als Pupillenerweiterer II. 228.
Haltung, bequeme II. 65; — militärische II. 65.
Hammer im Ohr II. 158.
Hammer-Amboßgelenk II. 159.
Haploskopische Methode II. 300.
Haptogenmembran II. 491.
Harn I. 538; — Ausscheidung I. 546. 548; — Entleerung I. 557; — Reaktion I. 540; — und Stoffwechsel I. 117; — Zusammensetzung I. 540.
Harnblase I. 557; — Aufsaugung I. 560; — Innervation I. 559; II. 352.
Harndrang I. 558.
Harnindikan I. 537.
Harnleiter I. 557.
Harnmukoïd I. 539.
Harnröhre I. 558.
Harnsäure I. 527. 530; — Bildung in der Leber I. 527; — endogene I. 530; — im Harn I. 543; — Zersetzung I. 529.
Harnstoff als Abbauprodukt I. 525; — aus Ammoniumkarbamat I. 526; — Bildung in der Leber I. 526; — im Harn I. 540; — Menge im Tierkörper I. 541; — als Stoffwechselprodukt I. 117.
Harntreibende Mittel I. 555. 556.
Hauptpunkte in einem optischen System II. 194; — im Auge II. 201. 236.
Hauptzellen I. 385.
Haut, Absorption I. 566; — Ausscheidung I. 117. 561; — elektrische Ströme I. 64; — insensible Perspiration I. 565; — Kohlensäureabgabe I. 565; — und Radium I. 79; — sensorische Funktionen II. 89; — Temperatur I. 567; — Wärmeabgabe I. 565; — Wärmeverlust I. 573.
Hautplasma I. 22.
Hauttalg I. 561.
Hefezelle, anaërobe Lebensweise I. 34; — Gärung I. 51.
Heffter-Arnolds Reaktion I. 99.
Heliotropismus I. 86.
Hellers Probe I. 92.
Helligkeit im Spektrum II. 266.
Hemiamblyopie II. 434.
Hemianopsie II. 435.
Hemibilirubin I. 364.
Hemiläsion des Rückenmarkes beim Menschen II. 360.
Hemisektion des Rückenmarkes bei Tieren II. 360.
Hemisphaerium II. 367.
Hemmende Nerven II. 316; — der Darmbewegung I.

416; — der Darmdrüsen I. 399; — des Herzens I. 271; — der Magenbewegung I. 410; — der Magendrüsen I. 379; — des Pankreas I. 389; — zentripetale II. 339. 364.
Hemmung I. 62; — von Reflexen II. 337.
Hemmungszentren II. 338.
Henles Schleife I. 548.
Henrys Gesetz I. 473.
Herings Farbenlehre I. 284.
Herz I. 226; — Abtrennung der Vorhöfe von den Kammern I. 262; — Aktionsstrom I. 16. 66. 250; — Alles-oder-Nichts-Gesetz I. 258; — Anämie I. 255; — Ansaugung I. 246; — Arbeit I. 247; — Automatie I. 260 266; — Bewegung I. 227. 230; — Blutzufuhr I. 254. 341; — chemische Reizung I. 257; — Diastole I. 227. 242; — Druckveränderungen I. 235; — elektrische Reizung I. 258; — Entleerung I. 231; — Ernährung I. 254; — Erregungsfortpflanzung I. 263. 265. 266; — Formveränderungen I. 227. 229; — Füllung bei der Diastole I. 246; — Flimmern I 259. 270; — Ganglien I. 267; — Gefäßnerven I. 329. 331; — kompensatorische Pause I. 258; — Koronarkreislauf I. 254; — Kraft I. 247; — künstliche Nahrung I. 256; — künstliche Reizung I. 257; — Lebenszähigkeit I. 256; — mechanische Reizung I. 257; — Nährflüssigkeit I. 30; — Nerven I. 270. 276. 277; — Ort der normalen Reize I. 261; — Refraktärperiode I. 258; — Regulierung der Blutströmung I. 231; — Ruhestrom I. 63; — Sauerstoffbedarf I. 256; — Schlagvolumen I. 249; — taktile Empfindlichkeit I. 277; — Temperatureinfluß I. 260; — Treppe I. 259; — Vereinigungsbündel I. 263; — Wiederbelebung I. 269.
Herzbeutel I. 247.
Herzbewegung I. 227.
Herzdiastole I. 227. 242. 246.
Herzflimmern I. 259. 270.
Herzganglien I. 267.
Herzhöhlen, Formveränderungen I. 231.
Herzkammer, Arbeit I. 247; — Automatie I. 262; — Bau I. 227; — Druck I. 237; — Druckkurve I. 237; 238. 239. 240. 241; — Form der Druckschwankung I. 237; — Kraft I. 247; — Synchronismus I. 266; — zeitliches Verhalten der Kontraktion I. 241.
Herzklappen I. 231.
Herzkontraktion, Natur I. 250.
Herzmanometer I. 235.
Herzmuskel I. 227.
Herznerven I. 270; — Antagonismus I. 275; — Ausschaltung I. 270; — beschleunigende I 274; — und Blutdruck I. 279; — fördernde I. 275; — hemmende I. 271; — Zentren I. 279; — zentrifugale I. 270; — zentripetale I. 276.
Herzohr I. 262.
Herzreflexe I. 276.
Herzschläge, Anzahl I. 280.
Herzspitze I. 230.
Herzstoß I. 242; — Kurve I. 244. 245.
Herzsystole I. 227; — Ansaugung I. 246.
Herztetanus I. 258.
Herztöne I. 234; — Lage am Kardiogramm I. 245; — Registrierung I. 235.
Herzvorhöfe, s. Vorhöfe.
Heteroalbumose I. 355.
Hexenmilch II. 494.
Hexosen I. 108.
Hinterhauptwindungen, s. Okzipitalwindungen.
Hinterhirn II. 366.
Hinterhorn II. 314.
Hinterstränge II. 357; — Leitungsbahnen II. 357. 361.
Hippursäure I. 537. 544.
Hirn, s. Gehirn, Großhirn und die einzelnen Hirnteile.
Hirnanhang, Extrakt I. 522; — innere Sekretion I. 521; — und Kreislauf I. 339; — und Nierenabsonderung I. 340.
Hirnstamm II. 364; — Verrichtungen an sich II. 389.
Histidin I. 94.
Histologie I. 5.
Histon I. 93.
Hitzeempfindung II. 95.
Hoden, Exstirpation I. 502; — Geschlechtsfunktion II. 478; — innere Sekretion I. 502.
Hodenextrakt I. 502.
Hören, s. Gehörempfindungen.
Hörhaare II. 122. 165.
Hörsphäre II. 433.
Hohlvenen I. 226. 261.
Homogentisinsäure I. 528.
Homoiotherme Tiere I. 61.
Homozentrisches Licht II. 190.
Hormone I. 501.
Hornhaut, Bedeutung für die Lichtbrechung im Auge II. 202; — Brechungsvermögen II. 200; — entoptische Erscheinungen II. 218; — Form II. 219; — Krümmungsradius II. 201.
Horopter II. 302.
Humor aquaeus, s. Wässerige Feuchtigkeit.

Hund ohne Großhirn II. 394; — ohne Rückenmark II. 345.
Hunger, allgemeiner Zustand I. 125; — bei Elementarorganismen I. 35; — Minimalverbrauch I. 126; — Stoffwechsel I. 126; — Substanzverlust I. 129; — bei verschieden großen Tieren I. 159; — Todesursache I. 129.
Hungerkot I. 126.
Husten I. 455.
Hyaloplasma I. 22.
Hydrobilirubin I. 364.
Hydrolyse I. 46.
Hydrometrisches Pendel I. 292.
Hyoglossus beim Schlucken I. 404.
Hyperämie und Lymphbildung I. 492.
Hyperästhesie II. 361.
Hypermetropie II. 213; — Akkommodation II. 232.
Hypogastricus I. 431. 559.
Hypoglossus II. 468.
Hypophysis, s. Hirnanhang.
Hypoxanthin I. 103. 529; 530.

Imbibition und Resorption I. 498.
Imidazolaminopropionsäure I. 94.
Immunität I. 218.
Inanition, s. Hunger.
Indigschwefelsaures Natrium, Ausscheidung durch die Nieren I. 551.
Indirektes Sehen II. 204.
Indol I. 94. 537.
Indolaminopropionsäure I. 94.
Indoxyl I. 537.
Indoxylschwefelsäure I. 537.
Induktionsapparate II. 12.
Induktionsströme, Reizung der Muskeln und Nerven II. 21; — unipolare Wirkung II. 13.
Infusorien I. 23. 34. 36.
Innere Kapsel II. 424.
Innerer Kniehöcker II. 433.
Innere Sekretion, Eierstöcke I. 503; — Hoden I. 502; — Hypophyse I. 521; — Milz I. 524; — Nebennieren I. 514; — Nebenschilddrüsen I. 509; — Nieren I. 522; — Pankreas I. 512; — Schilddrüse I. 504; — Thymus I. 523.
Innervation, s. die einzelnen Organe.
Inosin I. 529.
Inosinsäure I. 103; II. 6.
Inosit II. 6.
Inotrope Nerven I. 272. 275.
Insel II. 451.
Insensible Perspiration I. 565.
Inspiration I. 443. 444; — Druckveränderungen in der Brusthöhle I. 443; — Druckveränderungen in den Luftwegen I. 455; — Einwirkung auf den arteriellen Druck I. 324.
Inspiratorische Muskeln I. 444. 447.
Insula II. 451.
Interferenz II. 169.
Interkostalmuskeln I. 447.
Intermittenztöne II. 170.
Intersystole I. 239. 245.
Intervallempfindlichkeit II. 164.
Interzellularbrücken I. 84.
Intrakardialer Druck I. 236.
Intrakranialer Druck II. 464.
Intraokularer Druck II. 308.
Intrathorakaler Druck I. 443.
Intrauteriner Druck II. 486.
Invertase I. 48.
Invertierung I. 109.
Inzidenz, schiefe, der Strahlen im Auge II. 223.
Inzisur I. 308.
Iris, s. Regenbogenhaut.
Isocholesterin I. 561.
Isodynamie der Nahrungsstoffe I. 123.
Isoleuzin I. 93.
Isolierte Leitung in den Nerven II. 3.
Isomaltose I. 349.
Isometrische Zuckung II. 6.
Isotonische Zuckung II. 7. 33.
Isthmus rhombencephali II. 366.
Isozyansäure I. 540.

Jahreszeiten, Einfluß auf die körperliche Entwicklung II. 502.
Jecorin I. 364.
Jod im Blute I. 495; — in der Schilddrüse I. 508; — im Tierkörper I. 32.
Jodothyrin I. 508.
Jodzahl I. 107.
Jünglingsalter II. 497.

Kälte, Einwirkung auf die Elementarorganismen I. 36.
Kälteempfindung II. 90.
Kältesinn II. 90.
Käse I. 357.
Kalcium, s. Calcium.
Kalium I. 29. 30.
Kalk, s. Calcium.
Kalorie I. 121.
Kaltblütige Tiere I. 60; — Stoffwechsel I. 155.
Kaltpunkte II. 90; — Lokalzeichen II. 103.
Kammer des Herzens, s. Herzkammer.
Kammerwasser, s. Wässerige Feuchtigkeit.
Kaninchen ohne Großhirn II. 394.
Kapillarelektrometer I. 16.
Kapillaren I. 226; — Bau I. 315; — Druck I. 317; — Geschwindigkeit I. 316; — Kontraktilität I. 315; — Lymphbildung I. 496; — Strömung I. 314.
Karbamid, s. Harnstoff.
Karbaminsäure I. 526.
Kardinalpunkte, optische II. 196; — im Auge II. 201. 236.

Kardiogramm I. 244. 245.
Kardiograph I. 244.
Kardiographische Sonde I. 236.
Kardiopneumatische Bewegung I. 246.
Karnin II. 6.
Karnitin II. 6.
Karnosin II. 6.
Kaseïn I. 110; — und Lab I. 357; — im Magen I. 421; — und Stoffwechsel I. 181; — und Trypsin I. 362; — Verdauung I. 357.
Kastration beim Manne I. 502; — bei der Frau I. 503; II. 484.
Katalase I. 52. 217.
Katalyse I. 50.
Kathode, Reizwirkung I. 80.
Kauen I. 401.
Kehlkopf II. 174; — Atembewegungen I. 454; — Innervation II. 176; — Stimmbildung II. 176; — Verschluß beim Erbrechen I. 413; — Verschluß beim Schlucken I. 407.
Kehlkopfmuskeln II. 174.
Kehlkopfspiegel II. 177.
Keimbläschen II. 482.
Keimfleck II. 482.
Kephalin I. 106.
Keratin I. 105. 110.
Kern I. 19; — Bedeutung I. 20; — Bewegungen I. 21; — und Ernährung I. 20; — Lebensfähigkeit I. 21; — und Protoplasma I. 19; — und Verdauung I. 20; — und Wachstum I. 21.
Kerne der Hirnnerven, s. Gehirnnerven.
Kernlose Zellen I. 19.
Kind, Ernährung I. 199; — Stoffwechsel I. 160; — Wärmeregulation I. 582.
Kinderstimme II. 181.
Kindesalter II. 497.
Kinematograph II. 264.
Kitzel II. 97.
Klang II. 148.
Klangfarbe II. 152.
Klappen des Herzens, s. Herzklappen.
Klappen der Lymphgefäße I. 492.
Klappen der Venen, s. Venenklappen.
Kleidung und Wärmeschutz I. 576.
Kleiner Kreislauf I. 321.
Kleinhirn II. 371; — Ausfallserscheinungen II. 374; — halbseitige Exstirpation II. 375; — Irritationssymptome nach Ausschaltung II. 380; — Lokalisation II. 379; — mediale Spaltung II. 373; — Verbindungsbahnen II. 372.
Kleinhirnschenkel II. 384.
Kleinhirn-Seitenstrangbahn, dorsale II. 358; — ventrale II. 358.
Klonischer Krampf II. 408.
Klopfversuch II. 338.
Knaben, Nahrungsbedarf I. 200.
Knabenalter II. 497.
Knall II. 147.
Kniehöcker, äußerer II. 436; — innerer II. 433.
Kniephänomen II. 351.
Knochen, allgemeine Eigenschaften II. 58; — Zerfall bei Hunger I. 129.
Knochenleitung des Schalls II. 157.
Knochenmark, Bildungsstätte der roten Blutkörperchen I. 208.
Knotenpunkte II. 196; — des Auges II. 201. 236.
Koagulation, s. Gerinnung.
Koaguliertes Eiweiß I. 92.
Kochsalz I. 30; — Abgabe bei Salzhunger I. 178; — Bedeutung für den osmotischen Druck I. 45; — Stoffwechsel I. 179; — Zustand im Blute I. 217.
Körnerplasma I. 22.
Körper, Blutverteilung I. 340; — chemische Bestandteile I. 90; — Schwerpunkt II. 63; — Wachstum II. 497.
Körper, gelber II. 483.
Körperbewegungen II. 57; — und assimilatorische Vorgänge I. 166; — und Atmung I. 464. 469; — und Blutverteilung I. 341; — Pulsfrequenz I. 281; — und Stoffwechsel I. 149; — und Venenströmung I. 320.
Körpereigenes Eiweiß I. 168.
Körperflüssigkeiten, osmotischer Druck I. 40.
Körpergröße, Einwirkung auf den Stoffwechsel I. 158.
Körperlänge des Menschen II. 508.
Körperstellung, Einwirkung auf den Kreislauf I. 340.
Körpertemperatur I. 39. 566; — Grenzen I. 570; — beim Hunger I. 125; — Regulierung I. 578; — tägliche Schwankungen I. 568; — — nach dem Tode I. 571; — Topographie I. 567; — bei Wärmeentziehung I. 570.
Kohlehydrate I. 108; — Abbau I. 532; — Ansatz I. 169; — und Arbeit I. 152; — Aufsaugung I. 436; — Ausnützung I. 190; — Bestimmung I. 112; — Bedarf I. 174; — Bedeutung für den Eiweißansatz I. 164; — aus Eiweiß I. 173. 531; — als Fettbildner I. 176; — und Glykogenbildung I. 171; — in der Nahrung I. 112; — und Muskelarbeit I. 152; — in den Nukleïnsäuren I. 103; — und Pankreas I. 514; — Stoffwechsel I.

142; — Verbrennungswärme I. 121; — Verdauung im Darm I. 428; — Verdauung im Magen I. 420.
Kohlehydratgruppe im Eiweiß I. 94. 96.
Kohlenoxyd-Hämoglobin I. 211.
Kohlensäure I. 33; — Abgabe I. 485. 486. 487. 488; — Absorptionskoëffizient I. 478; — in den Alveolen I. 482; — Bildung in den Lungen I. 483; — Bildung bei den Pflanzen I. 33; — Bildung bei den Tieren I. 33; — im Blute I. 478; — Einfluß auf die Sauerstoff-Aufnahme I. 475; — und Hämoglobin I. 479; — in der ausgeatmeten Luft I. 485; — in der eingeatmeten Luft I. 485; — in der Lymphe I. 484. 490; — im Plasma I. 478; — Reduktion durch die Pflanzen I. 27; — Tagesschwankungen I. 485. 486. 487; — Verteilung auf Blutkörperchen und Serum I. 481.
Kohlensäure-Alkaliverbindungen I. 479.
Kohlensäure-Hämoglobin I. 211. 479.
Kohlenstoff, Abgabe vom Körper I. 116; — in Harn I. 117; — im Kot I. 118; vgl. Kohlensäure.
Kohlenstoffquotient der Eiweißkörper I. 120; — des Harns I. 117. 541.
Kollagen I. 105. 110.
Kollateralen II. 311.
Kombinationstöne II. 169.
Kommissuren zwischen den Hemisphären II. 417.
Kompensation nach Ausschaltung des Kleinhirns II. 378; — nach Ausschaltung des Labyrinths II. 128.
Kompensatorische Pause I. 258.
Komplementäre Farben II. 276.
Komplementärluft I. 452.
Konjugierte Vereinigungspunkte II. 189.
Konkomittierende Atembewegungen I. 454.
Konsonanten II. 185.
Konsonanz II. 172.
Konstanter Strom, Erregbarkeitsveränderungen II. 19; — Reizwirkung II. 14.
Kontraktion II. 7; — bei den Elementarorganismen I. 56; — willkürliche II. 29.
Kontrakturen nach Ausschaltung der motorischen Rindenfelder II. 423.
Kontrast, simultaner II. 286.
Konvergenz der Augen II. 295; — bei der Akkommodation II. 239.
Konzeptionsfähigkeit bei der Frau II. 482.
Koordinationsstörungen nach Aufhebung des Muskeltonus II. 117; — bei Läsionen des Großhirns II. 420; — bei Läsionen des inneren Ohres II. 124; — bei Läsionen des Kleinhirns II. 374.
Kopf, Gefäßnerven I. 328. 330.
Kopfmark II. 367; — und Atmung I. 460; — Brechzentrum I. 413; — und Darmnerven I. 417; — und Gefäßnerven I. 335; — und Herznerven I. 279; — und Magendrüsen I. 383; — Nervenkerne II. 369; — und Speicheldrüsen I. 375; — und Schlucken I. 407; — und Schweißdrüsen I. 564; — Zentren II. 368.
Kopfstimme II. 178.
Kopfverdrehungen nach Ausschaltung der Bogengänge II. 126.
Korrespondenz der Netzhäute II. 300.
Korrespondierende Punkte II. 300.
Kosmische Einflüsse auf den Körper I. 83.
Kost, Abwechselung I. 186; — animalische und vegetabilische I. 201; — Ausnützung I. 189; — gemischte I. 204; — frei gewählte I. 196; — ursprüngliche des Menschen I. 204; — Zusammensetzung aus verschiedenen Nahrungsmitteln I. 201.
Kostale Atmung I. 446.
Kostmasse I. 192.
Kot, Abgrenzung I. 113; — Ausgaben I. 113. 117; — Bildung I. 117. 430; — Verbrennungswärme I. 122; — Zusammensetzung I. 117. 430.
Krämpfe bei Rindenepilepsie II. 418.
Kraft der Atembewegungen I. 456; — der Darmbewegungen I. 414; — des Herzens I. 247; — absolute des Muskels II. 36.
Kraftsinn II. 111.
Kranzarterien des Herzens I. 233; — Blutströmung I. 254.
Kranzvenen des Herzens I. 255.
Kratzreflex II. 334. 338. 340.
Kreatin I. 52. 542.
Kreatinin I. 541.
Krebs, Galvanotaxis I. 81.
Kreislauf I. 225; — großer I. 227; — kleiner I. 226; — Einfluß des Hirnanhanges I. 339; — Einfluß der Nebennieren I. 337; — Einfluß innerer Sekrete I. 337.

Kreislauf der organischen Elemente I. 89.
Kreislaufsapparat I. 38.
Kreuzung im Chiasma II. 436; — im Gehirn II. 423; — im Rückenmark II. 359.
Kristalllinse im Auge, Brechungsvermögen II. 200; — entoptische Wahrnehmung II. 218; — Krümmungsradius II. 200. 235; — Veränderung bei der Akkommodation II. 233.
Kropf I. 504.
Krustaceen, Kupfer I. 32.
Kühl II. 95.
Künstliche Atmung I. 6.
Künstliche Nahrungsflüssigkeit I. 29. 30. 31.
Kupfer I. 32.
Kurare I. 6.
Kurven. Atmung: Atmungskurve I. 445; — Blut, Sauerstoffaufnahme I. 475; — Hämoglobin, Kohlensäureaufnahme I. 479; — Kohlensäureabgabe I. 485. 486. 487; — Vagusatmung I. 464; — Zahl der Atemzüge I. 451; — Fortpflanzung: Wehenkurve II. 487; — Körpertemperatur: Tagesschwankungen I. 568; — Temperatur nach dem Tode I. 570; — Kreislauf: Aortadruck I. 12. 237. 238. 239. 240. 241. 307. 308; — Aktionsstrom des Herzens I. 16. 251. 252. 253; — Blutdruck I. 295. 296. 297; — Depressorreizung I. 278; — Elektrokardiogramm I. 251; — Geschwindigkeitskurve I. 301; — Herzkammerdruck I. 237. 238. 239. 240. 241. 242; — Herzvorhofsdruck I. 237. 242; — Herzstoß I. 244. 245; — Herztöne I. 235; — isoliertes Herz I. 259. 260; — kubische Erweiterung der Arterien I. 289; — kubische Erweiterung der Venen I. 318; — Plethysmogramm I. 303; — Pulsfrequenz I. 281. 282; — Pulskurve I. 14. 245. 309; — reflektorische Druckveränderungen I. 333. 334; — respiratorische Variationen des Blutdruckes I. 325. 326; — Tachogramm I. 304; — Vagus und Akzelerans I. 276; — Vagusreizung I. 295. 296. 297; — Muskel- und Nervenphysiologie: Aktionsstrom I. 16; II. 28. 29. 30; — Elastizität II. 4; — Ergogramm II. 46; — Ermüdung II. 42; — Erregbarkeitsveränderungen durch den konstanten Strom II. 19; — Gehen II. 68. 70; — isotonische Zuckungen II. 36; — isometrische Zukkungen II. 36; — Muskelkurve II. 8. 10; — Muskelstrom II. 28; — Reizung durch Induktionsströme II. 21; — Reizstärke und Zuckungshöhe II. 32; — Schließungs- und Öffnungszuckungen II. 18; — Tetanus II. 24. 25; — Übung II. 47; — Veratrinmuskel II. 35; — Wurfbewegung II. 33. 34; — Sinnesphysiologie: Aktionsstrom der Netzhaut II. 259; — Blickfeld II. 294; — Erregbarkeit der lichtperzipierenden Elemente II. 279; — Erregung der Netzhaut als Funktion der Zeit II. 263; — Helligkeitswerte II. 269. 270; — Sehfeld II. 204; — Verteilung der Rotwerte bei Dichromaten II. 282; — Stoffwechsel: Harnstoffabgabe beim Hungern I. 134; — Tagesvariationen des Energiewechsels I. 136; — Tagesvariationen der Stickstoffabgabe I. 132. 136; — Verdauung: Gallenabgabe I. 398; — Magensaftsekretion I. 382. 383; — Pankreassekretion I. 389. 391; — Wachstum: Länge und Gewicht bei Knaben und Mädchen II. 501; — Variationen der Körperlänge II. 503; — Zentrales Nervensystem: Erstickung, Einwirkung auf verschiedene Zentren II. 328; — Latenzdauer des Muskels bei Reizung der Großhirnrinde II. 407; — Reflexbewegung des Froschschenkels II. 325; — Rindenepilepsie II. 419; — Schlaftiefe II. 463.
Kymographion I. 9.
Kyrine I. 355.

Labenzym I. 356; — Absonderung I. 383; — und Erschüttern I. 49; — und ultraviolette Strahlen I. 49.
Labyrinth des Ohres II. 120.
Labzymogen I. 356.
Lachen I. 455.
Lähmung I. 87.
Längenschätzung II. 298.
Längenvariationen des Muskels II. 3.
Längsschnitt, mittler II. 301.
Lävulose I. 109.
Lageempfindungen II. 115.
Lagena II. 121.
Lageveränderungen und Blutströmung I. 340; — Wahrnehmung II. 113.
Laktalbumin I. 100; II. 490.
Laktase I. 359. 366.
Laktoglobulin II. 490.
Laktose I. 359, s. Milchzucker.

Lampyris I. 60; — Spektrum I. 60.
Lanolin I. 108. 561.
Laryngeus inferior I. 459.
Laryngeus superior I. 459.
Laryngoskop II. 177.
Larynx, s. Kehlkopf.
Larynxdrüsen I. 460.
Latenzdauer der motorischen Nervenendigungen II. 11; — der Muskelzuckung II. 8; — bei Reizung der Großhirnrinde II. 407.
Laufen II. 73.
Laugiger Geschmack II. 138.
Lebendige Substanz I. 17; — Bildung I. 27. 84; — chemische Zusammensetzung I. 24; — beim Stoffwechsel I. 186.
Lebensalter und Pulsfrequenz I. 282; — und Stoffwechsel I. 160.
Lebenserscheinungen bei den Elementarorganismen I. 27.
Lebensknoten I. 462.
Lebenskraft I. 2.
Lebensweise, anaërobe I. 34.
Leber, Ausschaltung I. 321. 527; — Blutzufuhr I. 342. 396; — Gallenabsonderung I. 393; — Glykogenbildung I. 169; — Harnsäurebildung I. 527; — Harnstoffbildung I. 526; — Regulator des Kreislaufes I. 299. 321; — Zuckerbildung I. 533.
Leberarterie I. 397.
Lebergalle I. 365.
Leguminosen, Wurzelknollen I. 29.
Leichenstarre, s. Totenstarre.
Leim I. 105. 110; — Nahrungswert I. 138; — Umsatz I. 138; — Verbrennungswärme I. 139; — Verdauung I. 356.
Leimalbumosen I. 105.
Leimgebende Substanz I. 139.
Leimpeptone I. 105. 356.
Leitung der Erregung I. 83; — isolierte, in den Nerven II. 3.
Leitungsbahnen von der Hörsphäre II. 433; — von den motorischen Rindenfeldern II. 423; — im Rückenmark II. 353; — von der Sehsphäre II. 436; — von den sensorischen Rindenfeldern II. 430; — zentrifugale II. 355; — zentripetale II. 355.
Leitungsvermögen, doppelsinniges, in den Nerven II. 2.
Leitungswiderstand in den Nerven II. 14.
Lemna trisulca I. 55.
Leuchten beim Auge II. 241; — bei Tieren I. 60.
Leuchtende Strahlen II. 253; — Einwirkung auf die Netzhaut II. 253.
Leuchtkäfer I. 60.
Leuchttiere I. 60.
Leukomaine I. 426.
Leukozyten I. 46. 55. 56; — Chemotaxis I. 72; — Durchlässigkeit I. 41; — bei der Eiweißaufsaugung I. 438; — bei der Gerinnung I. 222; — Phagozytose I. 213; — Stoffaufnahme I. 46.
Leuzin I. 93. 532.
Levator ani I. 431.
Levatores costarum I. 447.
Lezithin I. 105. 110. 365; II. 493; — beim Stoffwechsel I. 182.
Licht, Einwirkung auf die Netzhaut II. 254; — Produktion I. 59; — Einwirkung auf die Regenbogenhaut II. 229; — Reizung I. 75.
Lichtbrechung im Auge II. 199; — in den einzelnen Augenmedien II. 200; — in Linsen II. 197; — in zentrierten Systemen II. 193.
Lichtstrahlen, Einwirkung verschiedener auf die Netzhaut II. 250.
Lieberkühnsche Drüsen I. 400.
Limulusherz, Aktionsstrom I. 250; — Ganglien I. 267; — Nährflüssigkeit I. 31.
Lingualisdrüse I. 370; vgl. Speicheldrüsen.
Lingualisspeichel I. 348.
Linse im Auge, s. Kristallinse.
Linsen II. 197.
Linsenkern II. 405.
Lipoide Substanz I. 43; — Bedeutung in der Nahrung I. 181.
Lipolytische Enzyme I. 354; — im Darmsaft I. 366; — im Magensaft I. 358; — im Pankreassaft I. 362.
Liquidae II. 185.
Liquor follicularis II. 482.
Listings Gesetz II. 293.
Lithium I. 32.
Lobi optici II. 383.
Lobulus paracentralis II. 414.
Lochien II. 488.
Lokalisationslehre II. 404.
Lokalzeichen II. 100; — der Druckempfindungen II. 100; — der Druckpunkte II. 101; — der Netzhaut II. 210; — der Temperaturpunkte II. 103.
Lokomotion des Körpers II. 67; — Regulation durch das Rückenmark II. 350.
Lücke II. 121.
Luft, atmosphärische I. 485; — Erwärmung in den Luftwegen I. 458; — exspirierte I. 485; — Komplementär-, Residual- usw. I. 452.
Luftdruck, Einfluß auf die Zahl der Blutkörperchen I. 207.
Luftpumpe I. 472.
Luftröhre, Bewegungen bei der Atmung I. 454.

Luftübertragung, Registrierung I. 14.
Luftwechsel in den Lungen I. 451.
Luftwege, Druckvariationen I. 450; — Flimmerepithel I. 458.
Lumbalnerven I. 328. 331. 418. 431. 559.
Luminiszenz I. 59.
Lungen, Elastizität I. 442; — Gefäßnerven I. 329. 331; — Kreislauf I. 321; — Luftwechsel I. 451; — — Mittelkapazität I. 452; — schädlicher Raum I. 453; — Schutzeinrichtungen I. 457; — Vitalkapazität I. 452.
Lungenarterie I. 226; — Druck I. 322. 323.
Lungengefäße, Widerstand I. 322.
Lungenelastizität I. 442.
Lungenkatheter I. 482.
Lungenkreislauf I. 321.
Luteïnzellen II. 483.
Lymphdrüsen I. 496.
Lymphe, s. Gewebsflüssigkeit.
Lymphgefäße I. 491; — Klappen I. 492; — Kontraktilität I. 491.
Lymphherzen I. 491.
Lymphozyten I. 214.
Lymphtreibende Mittel I. 493.
Lysin I. 94.

Macula acustica II. 122; — centralis retinae II. 249; — lutea II. 249.
Mädchen, Nahrungsbedarf I. 200.
Mädchenalter II. 497.
Männerstimme II. 180.
MännlicheGeschlechtsorgane II. 478.
Magen, Amylolyse I. 420; — Aufgabe I. 420; — Aufsaugung I. 433; — Ausschaltung I. 424; — Bewegungen I. 409; — Druck I. 409; — Eintritt von Darminhalt I. 423; — Eiweißresorption I. 421; — Entleerung I. 411; — Fettspaltung I. 420; — Innervation I. 383. 410; — Kaseïngerinnung I. 421; — Schichtung des Mageninhalts I. 420; — Sekretionsbedingungen I. 382; — Selbstverdauung I. 388; — spontane Kontraktionen I. 410; — Verdauung I. 420.
Magendies Lehrsatz II. 317.
Magendrüsen, s. Magenschleimhaut.
Magenfistel I. 344.
Magenkörper I. 409.
Magensaft, Absonderung I. 378; — antiseptische Wirkung I. 422; — Eigenschaften I. 350; — Menge I. 383; — Pepsin I. 353; Säure I. 352; — Wirkung im Darme I. 425.
Magenschleim I. 384. 422.
Magenschleimhaut, Absonderung I. 378; — Absonderungsnerven I. 378; — Drüsen I. 378; — Gehalt an Enzymen I. 387; — morphologische Veränderungen I. 387; — psychischer Einfluß I. 379; — Reize I. 380.
Magensteapsin I. 358. 386.
Magentemperatur I. 422.
Magenverdauung I. 420. 424.
Magnesium I. 29. 31. 32; — im Chlorophyll I. 29; — Stoffwechsel I. 184.
Mahlzeiten I. 424.
Maiaherz, Aktionsströme I. 250.
Malonsäure I. 536.
Malopterurus I. 66.
Malpighische Gefäßknäuel I. 547.
Maltase I. 47. 349. 359.
Maltose I. 109. 349.
Malzzucker, s. Maltose.
Manègebewegung II. 380.
Mangan I. 32.
Mannit I. 108.
Mannose I. 108.
Manometer, elastisches I. 11; — für das Herz I. 235; — Quecksilber I. 10. 13. 290.
Marginalgyrus II. 408.
Mariottes Versuch II. 207.
Mark, verlängertes, s. Kopfmark.
Massons Scheibe II. 87.
Maxwells Scheibe II. 274.
Mechanische Arbeit bei der Muskeltätigkeit, s. Arbeit.
Mechanische Reizung I. 73; — der Nerven II. 11.
Medium, Bedeutung des Umgebenden für die Elementarorganismen I. 37.
Medulla oblongata, s. Kopfmark.
Mehrgelenkige Muskeln II. 62.
Meibomsche Drüsen II. 309.
Membran der Zellen I. 18.
Membrana basilaris II. 165.
Mensch ohne Großhirn II. 399.
Menstruation II. 484.
Merkliche Unterschiede II. 85.
Mesencephalon II. 366.
Mesenterium, osmotisches Verhalten I. 41.
Mesocarpus I. 72.
Mesoporphyrin I. 212.
Mesoxalsäure I. 536.
Metakaseïn I. 362.
Metallischer Geschmack II. 138.
Metathalamus II. 366.
Metencephalon II. 366.
Methämoglobin I. 211.
Methoden, allgemeine physiologische I. 4; — graphische I. 7; — statistische II. 498.
Methyläthylmalleïnsäureanhydrid I. 212.
Methyläthylmalleïnsäureimid I. 212.
Methyldioxypyrimidin I. 103.

Methylglykosid I. 47.
Methylglykozyamidin I. 541.
Methylguanidinessigsäure I. 542.
Methylindol I. 537.
Methylpropylpyrrol I. 212.
Mikroorganismen im Fleisch I. 203, vgl. Bakterien.
Milch II. 489; — Absonderung II. 494; — Gerinnung durch Lab I. 356; II. 490.
Milchdrüse II. 494; — morphologische Veränderungen II. 495.
Milchfett II. 491. 496.
Milchsäure als Abbauprodukt I. 531. 532. 535; — im Magen I. 352.
Milchsaft, s. Chylus.
Milchzucker I. 109; II. 491. 497.
Militärische Haltung II. 65.
Millons Reaktion I. 99.
Milz und Trypsin I. 360; — Verrichtungen I. 524.
Milzbrandbazill I. 45.
Mimische Ausdrücke II. 466.
Mineralische Bestandteile in der Milch II. 491; — in den Pflanzen I. 29; — in tierischen Zellen I. 30; — vgl. Aschebestandteile.
Minimalbedarf an Nahrung I. 193.
Minimaländerungen II. 85.
Minimalluft I. 452.
Mischgerüche II. 146.
Mischgeschmack II. 138.
Mitbewegung II. 57.
Mitralisklappe I. 232.
Mittelhirn II. 382.
Mittelkapazität I. 452.
Mittelohr II. 157.
Mittelregister II. 179.
Mittler Längsschnitt II. 301.
Mittler Querschnitt II. 302.
Mittlere Abstufung II. 85.
Mittlerer Fehler II. 85.
Mittönen II. 154.
Modalität der Empfindung II. 76.
Molischs Reaktion I. 99.
Mollusken, Kupfer bei ihnen I. 32.
Monoaminosäuren I. 93.
Monakows Bündel II. 356.
Monoamino-Stickstoff I. 97.
Monochromatisches Farbensystem II. 269.
Monokulares Blickfeld II. 294.
Monopolare Reizung II. 22.
Monosaccharide I. 108. 110.
Morphologische Veränderungen bei den Drüsen I. 369; — Darmdrüsen I. 400. 401; — Magendrüsen I. 387; — Milchdrüsen II. 495; — Pankreas I. 392; — Speicheldrüsen I. 376; — Tränendrüsen II. 309.
Morphologische Veränderungen bei der Nervenzelle II. 329; — in der Netzhaut II. 255.
Motorische Aphasie II. 445.
Motorische Rindenfelder II. 406.
Motorische Rückenmarksnerven II. 469.
Motorische Rückenmarkswurzeln II. 318.
Mukoide I. 100.
Mundhöhle, Ansaugung I. 403; — Verdauung I. 419; — Verschluß beim Schlukken I. 406.
Musikalische Aphasie II. 448.
Musikalische Klänge II. 148.
Muskel, glatter II. 52; — osmotisches Verhalten I. 41.
Muskel, quergestreifter, Aktionsstrom I. 63; — Allgemeines Verhalten II. 1; — Bewegung I. 56; — Blutzufuhr I. 341; — Chemie II. 5; — chemische Reizung I. 70; — Degeneration II. 321; — Durchlässigkeit I. 41; — Elastizität II. 3; — elektrische Erscheinungen I. 62; II. 26; — elektrische Reizung II. 11; — Elektrizität I. 62; — eingelenkige II. 61; — Ermüdung II. 41; — Erholung II. 41; — Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung II. 9; — Glykogen I. 169; — größte Leistungsfähigkeit II. 48; — Kontraktion II. 7; — und Körpertemperatur I. 569; — absolute Kraft II. 36; — Latenzdauer II. 8; — Nährflüssigkeit I. 30; — und inneres Ohr II. 126; — und übrige Organe II. 54; — osmotisches Verhalten I. 41; — Reaktion II. 5; — Reizung II. 6; — Rindenfelder II. 406; — rhythmische Zuckungen I. 71; — rote II. 9; — Ruhestrom I. 62; — Tonus II. 343; — Totenstarre II. 54; — in Vacuum I. 34; — Wärmebildung I. 157. 571; II. 37; — weiße II. 9; — zentrale Innervation II. 40; — Zuckungsverlauf II. 7; — zweigelenkige II. 63.
Muskel, s. die verschiedenen Muskeln.
Muskelarbeit II. 32; — und Atmung I. 461; — und Kohlensäurebildung I. 152 — und Kreislauf I. 281. 295. 341; — Optimum II. 48; — und Pulsfrequenz I. 281; — und Stoffwechsel I. 149; — und Übung II. 48; — und Verdauung I. 423; — Wirkungsgrad I. 153; — und zentrales Nervensystem II. 40. 56.
Muskelkurve I. 13.
Muskelmechanik, Aufgabe der speziellen II. 59.
Muskelnerven, zentripetale II. 112; — Reflexe auf die Atmung I. 468; — auf den Blutdruck I. 333; — auf das Herz I. 278.

Muskelsinn II. 111; — Rindenfelder II. 429.
Muskelstrom I. 62.
Muskelstroma II. 6.
Muskelton I. 234; II. 31.
Muskeltonus II. 343.
Muskelwirkungen, einige besondere II. 57.
Muskulare Hypothese der Herztätigkeit I. 267.
Muskulares Schielen II. 303.
Muskularis mucosae I. 417.
Mutation II. 180.
Mutterkuchen, s. Plazenta.
Muzin I. 96. 100. 110.
Mycoderma I. 29.
Myelencephalon II. 366.
Myogen II. 6.
Myogene Hypothese der Herztätigkeit I. 267.
Myogramm I. 13.
Myohyoideus und Schlucken I. 404.
Myopie II. 213; — Akkommodation II. 232.
Myosin II. 6.
Myoprotein II. 5.
Myxödem I. 504.
Myxomyzeten I 18. 74.

Nachbild, farbiges II. 273; — negatives II. 264; — positives II. 261.
Nachdehnung II. 4.
Nachgeburt II. 488.
Nachhirn II. 366.
Nachschrumpfung II. 4.
Nachschwankung, positive II. 44.
Nachsingen II. 177.
Nachwirkung, elastische II. 4.
Nährlösung, künstliche für das Herz I. 31. 256; — für Pflanzen I. 29.
Nahepunkt II. 231.
Nahrung I. 27. 30. 111; — vgl. Ernährung, Stoffwechsel.
Nahrungsbedarf I. 189; — beim Erwachsenen I. 192; bei der Frau I. 198; — bei gewerblicher Arbeit I. 194. 199; — im jugendlichen Alter I. 199; — im Säuglingsalter I. 161.
Nahrungseiweiß I. 186.
Nahrungsmittel I. 112; — Enzym I. 344; — Zusammensetzung der Kost aus verschiedenen I. 201.
Nahrungsstoffe I. 38; — anorganische I. 111. 177; — Ausnützung I. 189; — organische I. 111; — Verbrennungswärme I. 121; — vgl. Ernährung, Gesamtstoffwechsel, Kost und die einzelnen Nahrungsstoffe.
Nahrungsvakuolen I. 26.
Narkose I. 5.
Narkotika I. 87.
Nase, Atmungsreflexe I. 467; — Atembewegungen I. 454; — vgl. Geruchsempfindungen.
Nasenlöcher, Atembewegungen I. 454.
Nasengänge, Weg der eingeatmeten Luft I. 457.
Nasenrachenraum, Verschluß beim Erbrechen I 413; — Verschluß beim Schlucken I. 406.
Native Eiweißstoffe I. 99.
Natrium I. 30.
Natterembryo, Stoffwechsel I. 33.
Naturerkennen, Grenzen II. 75.
Nebenniere, innere Sekretion I. 338. 514; — Innervation I. 338. 518; — vgl. Adrenalin.
Nebennierenextrakt, s. Adrenalin.
Nebenschließung II. 12.
Nebenschilddrüsen, innere Sekretion I. 509.
Negative Schwankung II. 27.
Negativer Druck in der Brusthöhle I. 246. 443.
Nerven, allgemeine Physiologie II. 1; — Aktionsstrom I. 63; II. 26; — Chemie II. 5; — chemische Veränderungen bei der Tätigkeit II. 32; — Degeneration II. 319; — elektrische Erscheinungen I. 63; II. 26; — elektrische Reizung II. 11; — Erholung II. 44; — Ermüdung II. 44; — Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung II. 10; — Leitungswiderstand II. 14; — positive Stromschwankung II. 44; — Reizung II. 6; — spezielle Physiologie II. 464; — Tätigkeitserscheinungen II. 26; — trophische II. 322; — zentrifugale I 6; II. 315; — zentripetale I. 6; II. 315; — s. die einzelnen Nerven und Organe.
Nervenfasern II. 310; — physiologische Verschiedenheiten II. 316; — Regeneration II. 330; — Ursprung aus Nervenzellen II. 314.
Nervenfortsätze II. 310.
Nervenphysiologie, allgemeine II. 1; — spezielle II. 464.
Nervensystem I. 39; — autonomes II. 470; — Bau II. 310; — Segmentierung II. 331; — sympathisches II. 470; — zentrales II. 310.
Nerventätigkeit, Grundgesetze II. 2.
Nervenzentren, Ermüdung II. 47. 48; — vgl. Nervensystem und die einzelnen Teile desselben
Netzhaut, Adaptation II. 265; — Bau II. 205; — Bewegungen der Stäbchen II. 256; — Bewegungen der Zapfen II. 256; — Bilder II. 203; — Blendung II. 265; — chemische Veränderungen II. 254; — elektrische Erscheinungen II. 259; —

Erholung II. 264; — Ermüdung II. 264; — Erregung II. 249; — Farbensinn im Zentrum II. 278; — Farbensinn in der Peripherie II. 282; — Korrespondenz der Netzhäute II. 300; — lichtempfindliche Schicht II. 205; — Menge des dahin gelangenden Lichtes II. 215; — morphologische Veränderungen II. 255; — schnell nacheinander folgende Reize II. 262; — Sehpurpur II. 254; — Tätigkeitsveränderungen II. 254; — ultrarote Strahlen II 250; — ultraviolette Strahlen II. 252; — Umstimmung II. 264; — zentrifugale Fasern II. 258; — zeitlicher Verlauf der Erregung II. 261.
Netzhautgefäße, Schattenbild II. 208.
Netzhautphotographie II. 255.
Netzhautpigment, Bewegungen II. 258.
Neubildung von lebendiger Substanz I. 27. 84. 162.
Neugeborenes Kind II. 497.
Neurofibrillen II. 311.
Neurogene Hypothese der Herztätigkeit I. 267.
Neuron II. 310.
Neuropil II. 311.
Nieren, Bau I. 546; — Blutzufuhr I. 342; — Gefäße I. 547; — Hippursäurebildung I. 537; — innere Sekretion I. 522.
Nierenkanäle I. 548.
Nierenkreislauf I. 227.
Niesen I. 455.
Nikotin und periphere Nervenzellen II. 344.
Nitratbakterien I. 28.
Nitritbakterien I. 28.
Noctiluca I. 59.
Noduli Arantii I. 233.
Normale II. 187.
Normalstellung II. 65.
Nubecula im Harn I. 539.
Nukleïnase I. 529.
Nukleïnbasen, s. Purinbasen.
Nukleïne I. 102. 110; — Abbau I. 528; — Absorption I. 181; — Verdauung I. 425.
Nukleïnsäuren I. 102. 110; — Abbau I. 529; — im Harn I. 545; — Verdauung I. 425.
Nukleoalbumine I. 101.
Nukleohiston I. 110.
Nukleoproteïde I. 103.
Nukleosidase I. 529.
Nukleoside I. 529.
Nukleotidase I. 529.
Nukleotide I. 362. 528.
Nystagmus II. 380.

Oberflächenspannung und Zellen I. 44.
Obertöne II. 152; — und Konsonanz II. 172; — und Vokale II. 183.
Octavus II. 466.
Oculomotorius II. 465; — und Akkommodation II. 239; — Kern II. 384; — und Pupille II. 228.
Öffnungserregung I. 80.
Öffnungstetanus II. 15.
Öffnungszuckung II. 14.
Öl und Gerinnung I. 224.
Ölsäure I. 107.
Ösophagus, Peristaltik I. 408; — beim Schlucken I. 404.
Ösophagus-Fistel I. 351.
Ohms Regel II. 155.
Ohr, äußere Muskeln II. 156; — äußeres II. 156; — Bogengänge II. 121; — Gefäßnerven II. 327. 331; — Gehörempfindungen II. 147; — innere Muskeln II. 161; — inneres II. 163; — mittleres II. 157; — Otolithensäckchen II. 122. 132; — Rindenfeld II. 433; — Schallleitung II. 156; — Unterscheidungsvermögen für Tonhöhe II. 164; — vgl. Gehörempfindungen.
Ohrmuschel II. 156; — Bewegungen durch Gehirnreizung II. 433.
Ohrtrompete II. 162.
Oktave II. 150.
Okzipitalwindungen II. 434.
Oleïn I. 107.
Olfactorius II. 465; — Geruchsnerv II. 142.
Olfaktie II. 142.
Olfaktometer II. 141.
Opalina, Galvanotaxis I. 82.
Operationen an lebenden Tieren I. 5.
Ophthalmometer II. 200.
Ophthalmoskop, s. Augenspiegel.
Opticus II. 465; — zentrifugale Fasern II. 258.
Optische Achse II. 187. 190.
Optisches Bild II. 189. 192.
Optische Kardinalpunkte II. 189. 196; — des Auges II. 201. 236.
Optisches System, einfaches II. 189; — zentriertes II. 193.
Optische Täuschungen II. 298.
Optisches Zentrum II. 197.
Optische Zone der Hornhaut II. 219.
Optogramm II. 255.
Organe, überlebende I. 7.
Organe, Wechselwirkungen I. 499.
Organeiweiß I. 186.
Organempfindungen II. 109.
Organische Nahrungsstoffe I. 30. 111.
Organsystem I. 38.
Ornithin I. 94. 532.
Ortssinn, s. Lokalzeichen.
Ortsveränderungen, s. Lokomotion.
Osmose I. 39; — und Aufsaugung I. 438; — und Drüsentätigkeit I. 372; — und Lymphbildung I. 493; — und Wechselwirkung der Organe I. 499.

Osmotische Spannung in den Zellen I. 45.
Ossein I. 105.
Otolith II. 122.
Otolithenapparate und Geotaxis I. 74.
Otolithensäckchen, Anatomie II. 122; — physiologische Aufgabe II. 132.
Ovalbumin I. 100.
Ovales Fenster II. 180.
Ovarien, s. Eierstock.
Oxäthyltrimethylammoniumhydroxyd I. 106.
Oxalsäure I. 536. 544.
Oxybuttersäure I. 534.
Oxydation, s. Verbrennung.
Oxydative Enzyme I. 52.
Oxydative Vorgänge bei den Elementarorganismen I. 51. 53.
Oxyhämoglobin I. 209; — Dissoziationskurve I. 475; — Kristalle I. 208. 210; — Sauerstoffaufnahme I. 474; — Spektrum I. 210.
Oxyprolin I. 94.
Oxyproteïnsäuren I. 531. 541.
Oxypurin I. 530.
Oxypyrrolidinkarbonsäure I. 94.
Oxysäuren, aromatische I. 536.

Pallium II. 367.
Palmitin I. 107.
Palmitinsäure I. 107.
Pankreas, Absonderung I. 388; — Absonderungsnerven I. 388; — chemische Erreger I. 389; — Exstirpation, Verdauung danach I. 427; — innere Sekretion I. 512; — morphologische Veränderungen I. 392; — zeitlicher Verlauf der Absonderung I. 392.
Pankreasdiabetes I. 173. 533.
Pankreaserepsin I. 361.
Pankreasfistel I. 345.
Pankreassaft I. 358.
Pankreassteapsin I. 362. 364.
Pankreaszymogen I. 360.
Papillarmuskeln I. 231. 233.
Paradoxe Kälteempfindung II. 95.
Parakaseïn I. 357.
Parakresol I. 538.
Parakresolschwefelsäure I. 538.
Paramaecium, Chemotaxis I. 71; — elektrische Reizung I. 80; — Galvanotaxis I. 82; — Geotaxis I. 73; — Hunger I. 35; — osmotisches Verhalten I. 40; — Thermotaxis I. 79; — Verdauung I. 47.
Paranukleïne I. 102.
Paraoxyphenylaminopropionsäure I. 94.
Paraoxphenylessigsäure I. 536.
Paraoxyphenylpropionsäure I. 536.
Paraphasie II. 447.
Parasympathische Nerven II. 470.
Parathyreoidea, s. Nebenschilddrüse.
Parazentrallob II. 414.
Parietalauge II. 382.
Parietalwindungen II. 430.
Parotis, Absonderung I. 371. 374; — Innervation I. 370; — morphologische Veränderungen I. 377.
Parotisspeichel I. 348.
Pars mamillaris hypothalami II. 366.
Pars optica hypothalami II. 367.
Partialdruck eines Gases I. 473.
Partialtöne, s. Obertöne.
Partus II. 486.
Passive Bewegungen, Wahrnehmung II. 113.
Pathologie I. 5.
Pectenherz, Nährflüssigkeit I. 31.
Pectorales als Atemmuskeln I. 447.
Pedunculi cerebelli II. 380.
Pedunculi cerebri II. 384.
Pelz und Wärmeschutz I. 375.
Pendel, hydrometrisches I. 292.
Pendelbewegung des Darmes I. 415.
Penicillum I. 29.
Penis II. 480.
Pentosen I. 103. 109. 528.
Pepsin I. 345. 353; — Bildungsstätte I. 385; — chemische Natur I. 48; — im Darme I. 425; — Einwirkung I. 353; — Eiweißspaltung I. 354; — Gehalt in Magenschleimhaut I. 387.
Pepsinogen I. 353.
Pepsinpepton I. 355.
Peptoide I. 355.
Peptone I. 101. 355.
Peptozym I. 356.
Pericardium, s. Herzbeutel.
Perilymphe II. 163.
Perimeter II. 204.
Perimeterkarte II. 205.
Periode, unerregbare, bei den Ganglienzellen II. 326; — beim Herzen 1. 258; — beim Muskel II. 23; — bei den Nerven II. 23.
Periphere Ganglien II. 343.
Periphere Gefäßnervenzentren I. 335.
Peripherie der Netzhaut, Adaptation II. 265; — Farbensinn II. 282; — Sehschärfe II. 211.
Periplaneta I. 74.
Peristaltik im Darm I. 415.
Peritoneum, osmotisches Verhalten I. 41.
Permeabilität der Zellen I. 39; — Variationen I. 42.
Pflanzen, elektrische Erscheinungen I. 64; — fleischfressende I. 47; — künstliche Nahrung I. 29; — Lebensbedingung für das gesamte Leben I. 30; — mineralische Bestandteile I. 29; — Osmose I.

39; — Stoffaufnahme I. 40; — synthetische Vorgänge I. 27; — Wärmebildung I. 61.
Pflanzenfette I. 28.
Pflanzenzellen, vgl. Pflanzen und Protoplasma.
Pflanzensamen, Eintrocknen I. 23.
Pfortader I. 227.
Phagozytose I. 213.
Pharynx, Schlucken, I. 405.
Pharmakologie I. 5.
Phasenverschiebung II. 168.
Phenol I. 538.
Phenolschwefelsäure I. 538.
Phenylalanin I. 94. 528.
Phenylaminopropionsäure I. 94.
Phenylbrenztraubensäure I. 528.
Phenylessigsäure I. 536.
Phenylpropionsäure I. 537.
Phloridzindiabetes I. 173. 533.
Pholas I. 60.
Phonograph und Vokale II. 183.
Phosphatide I. 106.
Phosphoproteïde I. 101.
Phosphor I. 28; — Abgabe I. 183; — Stoffwechsel I. 180.
Phosphorhaltige Eiweißstoffe I. 106; — Stoffwechsel I. 181.
Phosphorvergiftung und Fettbildung I. 175.
Photinus I. 59.
Photographische Registrierung I. 15.
Phototaxis I. 75.
Phrenicus I. 459.
Phrenograph I. 445.
Phrenologie II. 403.
Phylloporphyrin I. 212.
Physik I. 4.
Physiologie, Aufgabe I. 1.
Piezometer I. 257.
Pigmentepithel der Netzhaut II. 258.
Plasma des Blutes, s. Blutplasma.
Plasmodien I. 18.
Plasmozym I. 221.
Plasteïn I. 357. 362.
Plastische Nahrungsstoffe I. 149.
Plazenta II. 486.
Plethysmogramm I. 303.
Plethysmograph I. 303.
Plexus myenternus I. 415.
Pneïn I. 52.
Pneumograph I. 444.
Pneumographische Kurve I. 445.
Poikilotherme Tiere I. 60.
Polares Gesetz der elektrischen Erregung I. 80.
Polygordius, Phototaxis I. 76.
Polypeptide I. 97. 353; — und Trypsin I. 361.
Polysaccharide I. 109. 110.
Polystomella I. 20.
Porthesia, Phototaxis I. 71.
Positive Nachschwankung II. 44.
Postganglionäre Fasern II. 471.
Potentielle Energie der Nahrungsstoffe I. 121.
Praeganglionäre Fasern II. 471.
Prezipitin I. 219.
Presbyopie II. 233.
Primärfollikel II. 482.
Primärstellung der Augen II. 290.
Primordialschlauch I. 25. 39; — Osmose I. 40.
Prinzip der Erhaltung der Energie I. 2; — am Körper I. 123.
Prinzip der einfachsten Innervation II. 293.
Proïn I. 540.
Projektion der Empfindungen nach außen II. 78.
Projektion der Gesichtsempfindungen nach außen II. 296.
Prolin I. 94. 532.
Prosencephalon II. 366.
Prostata II. 479.
Prosthetische Gruppe I. 101.
Protagon I. 106.
Protamine I. 104.
Proteïde I. 101.
Proteïnstoffe, s. Eiweißkörper.
Proteolytische Enzyme I. 345; im Darme I. 366; — im Magen I. 353; — im Pankreas I. 360.
Proteosen I. 101. 355.
Protisten I. 31. 78; — Thigmotaxis I. 75.
Protoalbumose I. 355.
Protoplasma I. 18; — Aggregatzustand I. 23; — Aussehen I. 24; — Bewegungen I. 55; — chemische und physikalische Eigenschaften I. 22; — Differenzierung I. 25; — Doppelbrechung I. 24; — Einschlüsse I. 25; — Grenzschicht I. 43; — und Kern, gegenseitige Beziehungen I. 19; — Morphologie I. 24; — osmotisches Verhalten I. 40; — Reaktion I. 22; — Sauerstoffspeicherung I. 34; — spezifisches Gewicht I. 24; — Strömungen I. 55; — Struktur I. 26; — und Wasser I. 23; — Zuwachs I. 27.
Protoplasmafortsätze I. 45. 56; — der Ganglienzellen II. 310.
Protoplasmaströmungen I. 55.
Protoplasmastückchen, kernlose I. 20.
Protozoen I. 31.
Prozesse, dissimilatorische I. 27. 33; — synthetische I. 27; — vgl. Assimilation, Dissimilation.
Pseudoglobulin I. 216.
Pseudonukleïn I. 102.
Pseudopodien I. 45. 56.
Psychischer Einfluß auf die Magensekretion I. 379; — auf reflektorische Vorgänge II. 335; — auf die Speichelsekretion I. 374.

Psychologie I. 5.
Psychophysisches Gesetz II. 88.
Psychophysische Leistungen des Großhirns II. 438.
Psychophysische Methoden II. 85.
Psychophysische Zeitbestimmungen II. 456.
Pterygoidei I. 402.
Ptomaine I. 203.
Ptyalin I. 349; — im Magen I. 419; — und Salzsäure I. 350.
Pubertät II. 500.
Puls in den Arterien I. 304; — Geschwindigkeit I. 310; — peripherer I. 308; — in den Venen I. 319; — zentraler I. 307.
Pulsfrequenz I. 280.
Pulskurve I. 14. 310; — Schlüsse daraus I. 311.
Pulsqualitäten I. 308.
Pulsschreiber I. 15.
Pulswelle, Länge I. 310; — Reflexion I. 311.
Pupille II. 227; — Leuchten II. 241; — Zerstreuungskreise II. 209.
Purine I. 102; — Abbau I. 528; — im Harn I. 544.
Purinbasen I. 102.
Purkinjes Aderfigur I. 207; — Bilder II. 217; — Phänomen II. 267.
Purpur II. 273. 277.
Pylorus, Bewegungen I. 409; — Eröffnung I. 411; — Verschluß I. 411.
Pylorusdrüsen I. 381. 384.
Pylorusfistel I. 385.
Pylorusteil des Magens I. 381. 384. 409.
Pyramidenbahnen II. 356.
Pyramiden-Seitenstrangbahn II. 356.
Pyramiden-Vorderstrangbahn II. 356.
Pyrimidin I. 102.
Pyrrolidinkarbonsäure I. 94.

Qualität der Empfindung II. 78.
Quarte II. 150.
Quecksilberluftpumpe I. 472.
Quecksilbermanometer I. 10. 290.
Querschnitt, mittler II. 302.
Querwindungen der Temporallappen II. 433.
Quinte II. 150.
Quotient, respiratorischer I. 121; — bei der Fettbildung aus Kohlehydraten I. 177.

Rachen, s. Pharynx.
Radium I. 78.
Rami communicantes II. 470.
Randzone der Rückenmarksstränge I. 358.
Raumsinn II. 135.
Raumvorstellungen II. 116.
Rautenhirn II. 366.
Reaktionszeit II. 457.
Rectum I. 430.
Reduzierende Substanzen im Harn I. 545.
Reduzierte Reflexzeit II. 325.
Reduziertes Auge II. 202.
Reelles Bild II. 189.
Reflexe (im allgemeinen) I. 6; II. 324. 331; — Allgemeines II. 332; — Ausbildung II. 336; — Ausbreitung im Rückenmark II. 315. 332; — Bahnung II. 348; — geordnete II. 332; — Hemmung II. 337; — physiologische Bedeutung II. 334; — durch sympathische Ganglien II. 346; — bei verschiedenen Reizen II. 340; — Verstärkung II. 340; — vorläufige II. 325.
Reflexe auf die Atmung I. 463; — auf die Gefäße I. 331; — auf das Herz I. 276; — auf den Magen I. 383; — auf das Pankreas I. 389; — auf die Sekretion I. 368; — auf die Speicheldrüsen I. 373.
Reflexion des Lichtes II. 187.
Reflexion von Wellen I. 306; — Bedeutung für den Puls I. 307.
Reflexionswinkel II. 188.
Reflextonus II. 342.
Reflexzeit II. 325. 351.
Refraktäre Periode bei Ganglienzellen II. 326; — beim Herzen I. 258; — bei den Nerven II. 23.
Refraktion, statische, im Auge II. 212; — Bestimmung mit dem Augenspiegel II. 246.
Regenbogenhaut II. 227.
Regeneration I. 85; — von Ganglienzellen II. 330; — von Nerven II. 330. 475; — vom Sehpurpur II. 258.
Regio olfactoria II. 142.
Register der Stimme II. 177.
Registrierapparate I. 9.
Registrierung durch Lufttransport I. 14; — durch Photographie I. 15.
Reibung, innere, in Flüssigkeiten I. 284.
Reibungslaute II. 186.
Reichert-Meissls Zahl I. 107.
Reife des Eies II. 482.
Reifes Alter II. 497.
Reiz I. 66; — und Assimilation I. 66. 84; — qualitative Beziehungen zur Empfindung II. 73; — quantitative Beziehungen zur Empfindung II. 80; — Schwellenwert II. 81; — Summation I. 68; — trophischer I. 66; — Wirkung auf die Elementarorganismen I. 66.
Reizbarkeit I. 66.
Reizhaare II. 81.
Reizmittel im allgemeinen I. 66.
Reizschwelle II. 81; — bei Bewegungsempfindungen II. 83; — bei Druckempfindungen II. 81; — bei Gehörempfindungen II. 83;

— bei Geruchsempfindungen II. 145; — bei Geschmacksempfindungen II. 140; — bei Gesichtsempfindungen II. 83; — bei Wärmeempfindungen II. 93.
Reizstärke und Muskelkontraktion II. 32.
Reizung I. 66; — Assimilation I. 84; — automatische I. 69; II. 341; — chemische I. 70; — elektrische I. 80; — durch Licht I. 75; — mechanische I. 73; — monopolare II. 22; — durch Röntgenstrahlen I. 77; — durch strahlende Energie I. 75; — durch Wärme I. 79.
Relative Akkommodationsbreite II. 240.
Reserveluft I. 452.
Residualluft I. 452.
Resonanz II. 154.
Resonatoren II. 155; — im Ohr II. 163.
Resonatorentheorie II. 163; — Einwendungen II. 168.
Resorption, s. Aufsaugung.
Respiration, s. Atmung.
Respirationsapparate I. 114.
Respirationsprodukte I. 114.
Respiratorischer Gaswechsel, s. Gaswechsel.
Respiratorische Nahrungsstoffe I. 149.
Respiratorischer Quotient I. 121. 143. 486.
Restitution nach Läsionen der Großhirnrinde II. 422. 447.
Retikulin I. 105. 110.
Retina, s. Netzhaut.
Rheochord II. 12.
Rheotaxis I. 74.
Rheotropismus I. 86.
Rhinencephalon II. 367.
Rhodan I. 349. 531.
Rhombencephalon II. 366.
Ribose I. 528.
Richtige und falsche Fälle II. 85.
Richtungslinien II. 209.
Riechen II. 141.
Riechepithel II. 142.
Riechspalte II. 142.
Riechsphäre II. 432.
Riechstoffe II. 143.
Riesenzellen I. 19.
Rindenepilepsie II. 418.
Rindenfelder, motorische II. 406; — Ausschaltung II. 419; — Entwicklung II. 426; — physiologische Bedeutung II. 438; — Reizung II. 408.
Rindenfelder, sensorische II. 428; — Bewegungssinn II. 429; — Gefühlssinn II. 429; — Gehörsinn II. 433; — Geruchssinn II. 432; — Geschmackssinn II. 432; — Gesichtssinn II. 434; — Tastsinn II. 428.
Rindenfelder für vegetative Verrichtungen II. 426.
Ringmuskeln des Darmes I. 414.
Rippenatmung I. 445.
Rippenbewegungen I. 445.
Rippenhebende Muskeln I. 447.
Rippensenkende Muskeln I. 450.
Ritters Tetanus II. 15.
Röhren, elastische, Strömung I. 287; — — Wellenbewegung I. 304.
Röhren, starre, Strömung I. 283.
Röntgenstrahlen, Wirkung auf Elementarorganismen I. 77.
Rohrzucker I. 109.
Rotation des Auges II. 293.
Rotationsbewegung im Protoplasma I. 55.
Rotatorien, Eintrocknung I. 23.
Rotblindheit II. 281.
Rote Blutkörperchen, s. Blutkörperchen.
Rotgrünblindheit II. 286.
Rückenmark, Aktionsstrom II. 323; — Bau II. 313; — elektrische Reizung II. 353; — Exstirpation II. 345; — Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung II. 353; — Hemiläsion II. 360; — Hemisektion II. 360; — Leitungsbahnen II. 355; — Zentren II. 348.
Rückenmarksnerven II. 468.
Rückenmarkswurzeln II. 313; — zentrifugale Fasern in den hinteren Wurzeln I. 331; II. 318.
Rückenmarkzentren, Analsphincter I. 431; — Atmung I. 460; — Blase I. 560; — Gefäße I. 335; — Lokomotionsbewegungen II. 350; — Schweißsekretion I. 564; — Skelettmuskeln II. 348; — vegetative Verrichtungen II. 352.
Rückläufige Sensibilität II. 318.
Rückresorption in den Harnkanälen I. 549.
Rückstoß des Blutes I. 243.
Rundes Fenster II. 161.

Saccharinsäure I. 532.
Saccharose, s. Rohrzucker.
Saccharomyces I. 29.
Sacculus II. 122.
Sättigungsgrad der Farben II. 272.
Säugetiere ohne Großhirn II. 394.
Säugling, Stoffwechsel I. 161.
Säuglingsalter II. 497.
Säure des Magensaftes I. 352.
Säurebildung und Ammoniak I. 528.
Säuren als Erreger der Pankreassekretion I. 528.
Säurezahl I. 107.
Safträume I. 489.
Saitengalvanometer I. 250; II. 27.
Sakralnerven I. 331. 418. 559.
Salmin I. 104.

Salze, vgl. Aschebestandteile.
Salzgeschmack II. 137.
Salzhunger I. 178.
Salzplasma I. 221.
Salzsäure, Bildung im Magen I. 386; — im Magensaft I. 352; — als Regulator des Pylorusverschlusses I. 411; — Wirkung auf Ptyalin I. 350. 420.
Samen II. 478.
Samenblasen II. 479.
Sammellinsen II. 197.
Sarkolemma II. 5.
Sarkoplasma II. 34.
Sauerstoff I. 33. 38. 111; — Absorptionskoëffizient im Blute I. 476; — in der atmosphärischen Luft I. 485; — Aufnahme in das Blut I. 474; — Aufspeicherung I. 34; — Bestimmung I. 114; — im Blute I. 474; — im Blutplasma I. 476; — Energiewert I. 120; — und Entwicklung der Organismen I. 32. 33; — in der Exspirationsluft I. 485; — Größe des täglichen Verbrauches I. 488; — Leben ohne I. 34; — in der Lymphe I. 490; — Partialdruck in den Alveolen I. 477; — Spannung im Blute I. 480; — Verbrauch in den Lungen I. 483; — Verteilung auf Blutkörperchen und Plasma I. 480.
Sauerstoffmangel I. 32.
Saugen I. 402.
Saugraum I. 403.
Saurer Geschmack II. 137.
Scaleni I. 447.
Schädlicher Luftraum in den Lungen I. 453.
Schädliches Licht II. 215.
Schall, s. Gehörempfindungen, Gehörorgan, Geräusch, Klang, Knall, Ohr, Ton.
Schallbild II. 171.
Schallleitung im Ohr II. 156.
Schallrichtung II. 156.
Schattenbild der Netzhautgefäße II. 208.
Schattenversuch II. 287.
Scheiners Versuch II. 296.
Scheinfüße, s. Pseudopodien.
Scheinfütterung I. 378.
Scheitelwindungen, s. Parietalwindungen.
Schematisches Auge II. 201.
Schiefe Inzidenz II. 223.
Schielen II. 303.
Schilddrüse, Blutzufuhr I. 341; — Chemie I. 508; — Exstirpation I. 504; — innere Sekretion I. 504; — Innervation I. 508; — morphologische Veränderungen I. 507; — Transplantation I. 505; — Vergiftung I. 509; — wirksame Substanz I. 508.
Schildkröte ohne Großhirn II. 392.
Schläfenwindungen, s. Temporalwindungen.
Schlaf II. 462; — Stoffwechsel I. 155.
Schleife II. 358.
Schleim, s. Muzin.
Schleimabsonderung im Dickdarm I. 400; — im Magen I. 384; — in der Mundhöhle I. 376.
Schleimdrüsen I. 347; — morphologische Veränderungen I. 376.
Schleimhäute, osmotisches Verhalten I. 41.
Schließungserregung I. 80.
Schließungszuckung II. 14.
Schlingakt, Auslösung I. 403.
Schluchzen I. 455.
Schlucken I. 403; — Hemmung I. 406; — Innervation I. 407; — Schutzvorrichtungen I. 406.
Schluckgeräusche I. 408.
Schlundkopf, s. Pharynx.
Schmeckbecher II. 136.
Schmerzempfindungen II. 103; — nach Hemisektion des Rückenmarkes II. 362; — in den inneren Organen II. 109.
Schmerznerven II. 106.
Schmerzpunkte II. 106.
Schnecke II. 121. 163; — partielle Zerstörung II. 167.
Schreibkapsel I. 14.
Schreibvorrichtungen I. 12.
Schritte II. 69.
Schütteln und Lab I. 49.
Schutz gegen Wärmeverlust I. 574.
Schutzeinrichtungen des Auges II. 308; — der Lungen I. 457; — beim Schlucken I. 406.
Schutzimpfungen I. 37.
Schutzmittel im Blute I. 220.
Schwangerschaft II. 485.
Schwankung, negative II. 27.
Schwanns Versuch II. 37.
Schwanz, Gefäßnerven I. 328; — Reflex II. 334.
Schwebungen II. 169.
Schwefel I. 28; — Abbau I. 531; — in der Galle I. 363. 395; — im Harn I. 541; — neutraler I. 531; — saurer I. 531.
Schwefelbakterien I. 28.
Schwefelhaltige Säuren im Harn I. 541.
Schweifkern II. 405.
Schweiß, Absonderung I. 563; Ausgaben im I. 114; — Eigenschaften I. 562; — Sammeln I. 114; — und Wärmeregulierung I. 579.
Schweißdrüsen, Absonderung I. 563; — Innervation I. 564; — und Temperatur I. 564.
Schwelle, s. Reizschwelle.
Schwerpunkt des Körpers II. 63.
Schwimmblase, Gase I. 482.
Schwimmen II. 73.
Schwindel bei Kleinhirnläsionen II. 376; — bei Reizung der Bogengänge II. 133.

Schwingungen II. 147.
Schwingungsform II. 152.
Schwingungszahl II. 149.
Scombrin I. 104.
Scybala I. 430.
Scyllium canicula ohne Großhirn II. 390.
Secale I. 203.
Seelenblindheit II. 453.
Segmentierung im Nervensystem II. 331.
Sehen, direktes II. 203; — indirektes II. 204; — stereoskopisches II. 306; — mit zwei Augen II. 299.
Sehfelder, Wettstreit II. 303.
Sehgelb II. 254.
Sehhügel II. 366. 387.
Sehnenfäden im Herzen I. 232.
Sehnenreflexe II. 351.
Sehpurpur II. 254.
Sehschärfe II. 211.
Sehsphäre II. 434.
Sehsubstanzen II. 284.
Seifen im Darme I. 427; — als Erreger des Pankreas I. 390; — als Fettbildner I. 176; — Wirkung im Blute I. 438.
Seitendruck I. 318; vgl. Blutdruck.
Seitenhorn II. 314
Seitenkettentheorie I. 220.
Seitenstrang II. 314; — Leitungsbahnen II. 356. 358. 360. 362.
Sekrete I. 54; vgl. Enzym.
Sekretin I. 390.
Sekretion, innere I. 54. 501; s. Innere Sekretion.
Sekretkapillaren I. 376.
Sekretorische Nerven, s. die einzelnen Drüsen.
Sekretvakuolen I. 376.
Sekundärer Tetanus II. 29.
Sekundäre Zuckungen II. 29.
Sekundärstellungen II. 294.
Selachier ohne Großhirn II. 390.
Selbstdigestion des Magens I. 388.
Selbststeuerung der Atembewegungen I. 465.
Semilunarklappen I. 233; — Anspannungszeit I. 239; — Muskelpolster I. 233; — Öffnung I. 233; — Schluß I. 234.
Sensibilisierung für ultraviolette Strahlen I. 77.
Sensibilité recurrente II. 318.
Sensible Rückenmarksnerven II. 316. 318.
Sensorische Aphasie II. 446.
Sensorische Funktionen der Haut II. 89.
Sensorische Rindenfelder II. 428.
Serin I. 93.
Seröse Räume I. 489; — Aufsaugung I. 497.
Serrati I. 447.
Serum I. 215; — Kohlensäure I. 481; — Sauerstoff I. 480.
Serumalbumin I. 100. 216; — Kristalle I. 91.
Serumglobulin I. 100. 216.
Seufzen I. 455.
Sexte II. 150.
Shock II. 348. 365.
Sichtbare Strahlen, Reizwirkung I. 75.
Sigmoïdalwindung II. 406.
Signal, elektrisches I. 10. 11.
Silicium I. 32.
Simultaner Kontrast II. 286.
Sinne II. 73.
Sinnesempfindungen II. 73; — Rindenfelder II. 428.
Sinnesenergien, spezifische II. 79.
Sinnesnerven der Haut II 89; — Endorgane II. 107.
Sinnesorgane, periphere, Aufgabe II. 75.
Sinnessphären II. 429.
Sinnestäuschungen II. 78.
Sinusknoten I. 262.
Sinus Valsalvae I. 233.
Sirene II. 149.
Sitzen II. 67.
Skala, musikalische II. 150.
Skatol I. 537.
Skatoxyl I. 537.
Skatoxylschwefelsäure I. 537.
Skelettmuskeln, Wirkungen II. 57.
Skiaskopie II. 215.
Solanin I. 203.
Sonden, kardiographische I. 236.
Sonnenspektrum II. 251.
Sopran II. 180.
Sorbit I. 108.
Spannung der Blutgase I. 480.
Spannung eines Gases in einer Flüssigkeit I. 473.
Spannung des Muskels, Bedeutung für die Arbeitsleistung II. 34. 35.
Spannungsveränderungen der Venen, Bedeutung für die Blutströmung I. 320.
Speichel I. 347; — und Schlucken I. 419.
Speicheldrüsen, Absonderung I. 370; — Blutzufuhr I. 371; — elektrische Erscheinungen I. 369; — morphologische Veränderungen I. 376; — paralytische Sekretion I. 371; — Reflexerregung I. 373; — spezifische Erreger I. 373; — Zentren I. 375.
Speisen I. 112; — Zubereitung I. 343.
Spektrallinien II. 250.
Spektrum II. 251; — Reizwirkung verschiedener Strahlen I. 75.
Sperma II. 478.
Spermatozoën I. 21. 74; II. 478.
Spermin I. 503.
Spezielle Nervenphysiologie II. 464.
Spezifisch-dynamische Wirkung der Nahrungsstoffe I. 147.
Spezifische Erreger der Drüsensekretion I. 368; — — der Magendrüsen I. 381;

— — des Pankreas I. 390; — — der Speicheldrüsen I. 373.
Spezifische Reize für die sensiblen Endapparate II. 75.
Spezifische Sinnesenergien II. 79.
Sphincter ani I. 430; — antri pylori I. 409; — pupillae II. 228; — pylori I. 411; — vesicae I. 558.
Sphinctertonus II. 343.
Sphingosin I. 106.
Sphygmogramm, s. Pulskurve.
Sphygmograph I. 309.
Spiegelmanometer I. 236.
Spinalganglien II. 314. 320; — physiologische Aufgabe II. 347.
Spinalis dorsi I. 447.
Spinalnerven, s. Rückenmarksnerven.
Spirogyra I. 21. 28.
Spirometer I. 445. 453.
Spitzenstoß I. 243.
Splanchnicus und Darmbewegungen I. 416; — und Darmdrüsen I. 398; — und Gallenwege I. 397; — und Gefäße I. 328. 332; — und Magenbewegungen I. 411; — und Nebennieren I. 518; — und Pankreas I. 355; vgl. Sympathicus.
Sprachlaute II. 181.
Sprachregion II. 445.
Sprachvorstellungen II. 442.
Sprechen, Tonhöhe II. 181; — Tonumfang II. 181.
Squalius cephalus ohne Großhirn II. 389.
Stäbchen II. 205; — Bewegungen II. 256; — Eigenschaften II. 268; — Sehpurpur II. 254.
Stärke I. 109; — als erstes sichtbares Assimilationsprodukt I. 27; — als Ausgangspunkt weiterer Synthesen I. 28; — Bildung I. 27; — elektrische Erscheinungen bei der Stärkebildung I. 65; — Molekulargewicht I. 110; — Verdauung I. 349.
Stärkekleister I. 110.
Stärkekörnchen in Pflanzenzellen I. 27.
Standbein II. 69.
Stapedius II. 161.
Star II. 233.
Starre Röhren, Strömung I. 283.
Statische Arbeit I. 154.
Statische Refraktion II. 212; — — Bestimmung mit dem Augenspiegel II. 246; — — Bestimmung nach Donders II. 214; — Grad II. 214.
Steapsin im Darmsaft I. 366; — im Magensaft I. 358; — im Pankreassaft I. 362.
Stearin I. 107.
Stearinpalmitinsäurelezithin I. 106.
Stearinsäure I. 107.
Stehen II. 63.
Steigbügel II. 160.
Stensons Versuch II. 328. 363.
Stentor I. 20. 56.
Stereoskop II. 307.
Stereoskopisches Sehen II. 306.
Sternocleidomastoideus I. 447.
Stickoxydhämoglobin I. 211.
Stickstoff, Aufnahme bei den Pflanzen I. 28; — Ausscheidungswege I. 118; — Bestimmung I. 112; — im Blute I. 474; — Fixierung bei den Pflanzen I. 29; — in der Galle I. 395; — im Harn, prozentige Verteilung I. 544; — im Kot I. 117; — in der Luft I. 485; — in der Nahrung I. 112; — im Schweiß I. 117.
Stickstoffabgabe bei Hunger I. 126; — Tagesschwankungen I. 131; — nach Zufuhr von Eiweiß I. 130.
Stickstofffreie Substanzen im Körper I. 107.
Stickstofffreie Zersetzungsprodukte I. 532; vgl. Abbau.
Stickstoffgleichgewicht I. 118. 132.
Stickstoffhaltige Substanzen im Körper I. 90.
Stickstoffhaltige Zersetzungsprodukte I. 525; vgl. Abbau.
Stillen I. 403.
Stimmbänder bei der Atmung I. 454; — bei der Stimmbildung II. 178.
Stimmbildung II. 176.
Stimme II. 173; — Lage II. 180; — Umfang II. 180.
Stimmgabel I. 12.
Stimmgabelkurve I. 10.
Stimmregister II. 178.
Stimmritze II. 173.
Stimmwechsel I. 502; II. 180.
Stirnwindungen, s. Frontalwindungen.
Stoffaufnahme der Elementarorganismen I. 38.
Stoffwechsel I. 111; — bei Alkoholzufuhr I. 148; — bei Asparaginzufuhr I. 148; — bei Eiweißzufuhr I. 130; — bei Fettzufuhr I. 141; — bei Hunger I. 126; — bei Kohlehydratzufuhr I. 143; — bei Leimzufuhr I. 138; — bei Muskelarbeit I. 149; — bei Nahrungszufuhr I. 130; — im Schlaf I. 155; — Theorie I. 186; — nach dem Tode I. 52; — bei Verdauungsprodukten des Eiweißes I. 139; — bei verschiedenem Alter I. 160; — bei verschieden großen Tieren I. 158; — bei Zellulosezufuhr I. 148; vgl. Ernährung, Gesamtstoffwechsel.
Stoffwechselprodukte I. 53; — Einwirkung auf die

Organe I. 500; — als Ermüdungsstoffe I. 88; — als Reize I. 69.
Stoffwechselversuch, Beispiel I. 119; — Methodik I. 112.
Stränge, Rückenmarks- II. 314; — Leitungsbahnen II. 353.
Strahlende Energie als Reiz I. 75.
Strahlung, Wärme- I. 573.
Strangzelle II. 315. 346.
Streifenhügel II. 405; — Wärmezentrum I. 580.
Strömung des Blutes, s. Kreislauf.
Strömung einer Flüssigkeit in elastischen Röhren I. 287; — in starren Röhren I. 283.
Stroma der roten Blutkörperchen I. 209.
Stromdichte II. 14.
Stromuhr I. 292.
Sturin I. 104.
Sublingualisdrüse, s. Speicheldrüsen.
Sublingualspeichel I. 348.
Submaxillarisdrüse, s. Speicheldrüsen.
Submaxillarisspeichel I. 348.
Substanz, lebendige, s. Lebendige Substanz, Protoplasma.
Substanzverlust beim Hunger I. 129.
Süßer Geschmack II. 137.
Suggestion I. 502.
Summation von Reizwirkungen im allgemeinen I. 68; — beim Muskel und Nerven II. 23; — im zentralen Nervensystem II. 324.
Summationstöne II. 170.
Suprarenin, s. Adrenalin
Symbiose I. 26.
Symmetrische Konvergenz II. 295.
Sympathicus II. 470; — und Cisterna Chyli I. 492; — und Colon I. 418; — und Darm I. 398. 415; — und Ductus thoracicus I. 492; — und Gefäße I. 327; — und Harnblase I. 559; — und Herz I. 274; — und Magen I. 411; — und Pankreas I. 389; — und Schweißdrüsen I 564; — und Speicheldrüsen I. 370; — und Talgdrüsen I. 562.
Sympathische Ganglien, Reflexe II. 346; — Verbindungen II. 344.
Synalbumose I. 355.
Synthesen in den Organismen I. 27. 30; — durch Enzyme I. 50; — vgl. Ansatz, Assimilation.
Syntonin I. 101.
Synzytien I. 18.
Systole I. 227. 236.

Tachogramm I. 304.
Tachograph I. 303. 304.
Tagesschwankungen des Energieumsatzes I. 136; — der Körpertemperatur I. 568.
Takadiastase I. 49.
Talbots Satz II. 262.
Talgdrüsen I. 561.
Tardigraden I. 23.
Tartronsäure I. 536.
Tastempfindungen II. 96; — Rindenfeld II. 429.
Tastsinn II. 96.
Taube ohne Großhirn II. 392.
Taurin I. 363. 531.
Taurocholsäure I. 363.
Technik, s. Methodik.
Telencephalon II. 367.
Teleostier ohne Großhirn II. 389.
Temperatur, Anpassung I. 37; — Einwirkung auf die Elementarorganismen I. 35; — der Haut I. 567; — in den Kleidern I. 30; — des Magens I. 422; — Messung I. 567; — der Muskeln I. 567; — im Rektum I. 567; — und Schweiß I. 565; — und Stoffwechsel I. 155.
Temperaturempfindung II. 90.
Temperaturgrenzen des Lebens I. 36.
Temperaturkoeffizient I. 36. 92.
Temperaturkurve I. 568.
Temperaturpunkte II. 90; — Ortssinn II. 103.
Temperatursinn, Topographie II. 91. 93; — Unterschiedsempfindlichkeit II. 95.
Temporalwindungen II. 433.
Tenor II. 180.
Tensor tympani II. 161.
Terminale Atmungen I. 471.
Terpen I. 108.
Terz II. 150.
Teslaströme I. 83.
Testes, s. Hoden.
Testikelextrakt I. 502.
Tetanus I. 68; II. 24; — Arbeitsleistung II. 37; — beim Herzen I. 259; — sekundärer II. 29; — Wärmebildung II. 39.
Tetanustoxinvergiftung des Muskels II. 37.
Tetraoxyaminokapronsäure I. 532.
Thalamencephalon II. 366.
Thalamus opticus II. 366. 387.
Thalassicolla I. 21. 22. 58.
Thaumatolampas I. 60.
Thaumatrop II. 264.
Theca folliculi II. 482.
Thermotaxis I. 79.
Thigmotaxis I. 75.
Thigmotropismus I. 86.
Thioalbumose I. 355.
Thorax, s. Brustkasten.
Thrombin I. 221.
Thrombogen I. 221. 222.
Thrombokinose I. 221. 222.
Thrombozyten I. 214.
Thymin I. 103.

Thymus, innere Sekretion I. 523.
Thymushiston I. 100.
Thymusnukleïnsäure I. 103.
Thyreoglobulin I. 508.
Thyreoidea, s. Schilddrüse.
Tiefenwahrnehmung II. 304.
Tiere, kaltblütige und warmblütige I. 60. 61.
Tiere, synthetische Vorgänge I. 30.
Tierisches Gummi I. 110.
Tierzellen, künstliche Nahrung I. 30. 31; — Osmose I. 40; — osmotischer Druck I. 45; — Stoffaufnahme I. 40.
Timbre II. 152.
Tod I. 89.
Töne des Herzens, s. Herztöne.
Ton, Abklingezeit II. 167; — Grenze der Hörfähigkeit II. 151; — Höhe II. 149; — Klangfarbe II. 152; — Reizschwelle II. 83; — Stärke II. 149; — Unterschiedsempfindlichkeit II. 86.
Tonleiter II. 150.
Tontaubheit II. 448.
Tonus II. 342; — der Gefäße I. 327; II. 342; — der Herznerven I. 271. 274; II. 342; — der Skelettmuskeln II. 343; — der Sphincteren I. 430. 558; II. 343.
Topographie der Körpertemperatur I. 567.
Torpedineen I. 66.
Totenstarre II. 51.
Toxine I. 53.
Trachea, s. Luftröhre.
Trachealdrüsen I. 460.
Trägheitsmoment II. 59.
Trägheitsradius II. 59.
Tränen II. 308.
Tränendrüsen II. 308.
Transfusion I. 299.
Traubenzucker, s. Dextrose.
Treibwerkzeug des Herzens I. 228.
Treppe I. 259.
Trichromatisches Farbensystem II. 279.
Trigeminus II. 465; — Geruchsnerv II. 142; — Geschmacksnerv II. 137.
Trigeminuskeratitis II. 322.
Trikuspidalklappe I. 231.
Trimethylamin I. 106.
Trioxipurin I. 530.
Tritanopen II. 282.
Trochlearis II. 465.
Trockensubstanz, Ausnützung I. 192; — in der Kost I. 112.
Trommelfell II. 157.
Trommelhöhle II. 162.
Trophische Nerven II. 322.
Trophische Reize I. 66.
Trophische Wirkungen I. 85.
Trübungen der Augenmedien II. 217.
Trypsin I. 345. 360; — Aktivierung I. 360.
Trypsinpepton I. 362.
Trypsinzymogen I. 360.
Tryptophan I. 94. 105.
Tuba Eustachii II. 163.
Tuba Falloppii II. 483.
Tunizin I. 110.
Tyrosin I. 94. 105. 528. 536.

Überlastung II. 33.
Überlebende Organe I. 7.
Übermaximale Zuckungen II. 16.
Übung II. 48.
Ultrarote Strahlen II. 250.
Ultraviolette Strahlen, Absorption I. 77; II. 252; — und Labenzym I. 49; — Reizwirkung I. 76; — Sensibilisierung I. 77; — Sichtbarkeit II. 252.
Uncus II. 432.
Unipolare Wirkungen II. 13.
Unpolarisierbare Elektroden II. 12.
Unterbrecher für Induktionsströme II. 12.
Unterkiefer, Bewegungen I. 402.
Unterkühlung I. 37.
Unterscheidungszeit II. 460.
Unterschiedsempfindlichkeit II. 85; — für Farben II. 271; — für Töne II. 164.
Unterschiedsschwelle II. 85.
Unterstützungsfläche II. 65.
Urämie I. 522.
Urate, s. Harnsäure.
Urazil I. 103.
Ureier II. 482.
Ureter I. 557.
Urin, s. Harn.
Urobilin I. 545.
Urochrom I. 545.
Urotoxie I. 540.
Urzeugung I. 18.
Uterus, s. Gebärmutter.
Utriculus II. 122.

Vagus II. 467; — und Atmung I. 464; — und Blutdruck I. 294; — und Colon I. 418; — und Darm I. 417; — und Herz I. 271; — und Luftwege I. 459; — und Magenbewegungen I. 410; — und Magendrüsen I. 378; — und Ösophagus I. 405; — und Pankreas I. 388.
Vaguspneumonie II. 322.
Vakuolen I. 25. 26.
Valin I. 93.
Valvula Bauhini I. 417; — mitralis I. 231; — tricuspidalis I. 231.
Valvulae semilunares I. 233.
Vampyrella I. 45.
Varols Brücke, s. Brücke.
Vasa Thebesii I. 254.
Vasodilatatorische Nerven, s. Gefäßerweiternde Nerven.
Vasodilatin I. 501.
Vasokonstriktorische Nerven, s. Gefäßverengende Nerven.
Vasomotorische Nerven, s. Gefäßnerven.
Vegetabilische Kost I. 202.
Vegetarismus I. 202.

Vegetative Verrichtungen und Großhirnrinde II. 426; — und Rückenmark II. 352.
Venen I. 226; — Ansaugung I. 320; — Blutströmung I. 317; — Druck I. 318; — Innervation I. 329; — physiologische Aufgabe I. 318; — Stromgeschwindigkeit I. 319.
Venenelastizität I. 317.
Venenklappen I. 320.
Venöses Blut I. 479.
Venomotorische Nerven I. 329.
Venensinus I. 260.
Verbindungsbündel im Herzen I. 264.
Verblutung I. 471.
Verbrennung I. 33. 34; — als Quelle der tierischen Wärme I. 60. 571.
Verbrennungswärme des Harns I. 122; — pro 1 g Kohlenstoff I. 124; — des Kotes I. 122; — der Nahrungsstoffe I. 121; — pro 1 g Sauerstoff I. 124.
Verdaulichkeit der Nahrungsmittel im Magen I. 422.
Verdauung I. 46. 343; — im Darme I. 424; — extrazelluläre I. 46; — intrazelluläre I. 47; — künstliche I. 346; — im Magen I. 420; — in der Mundhöhle I. 419; — und Stoffwechsel I. 145.
Verdauungsapparat I. 38.
Verdauungsdrüsen, Absonderung I. 367; — elektrische Erscheinungen I. 369; — Extrakte I. 344; — Fisteln I. 344; — morphologische Veränderungen I. 369; — Wärmebildung I. 369; — s. die einzelnen Verdauungsdrüsen.
Verdauungsenzyme I. 345; — s. die einzelnen Verdauungsenzyme.
Verdauungsleukozytose I. 439.
Verdauungsprodukte und Blut I. 221. 356. 438; — Nährwert I. 139.
Verdauungsrohr, Bewegungen I. 401; — Verdauung in den verschiedenen Abteilungen I. 418.
Verdauungssäfte, Absonderung I. 367; — Eigenschaften I. 344.
Vereinigungspunkte, konjugierte II. 189.
Verkürzungsreaktion II. 350.
Verlängerungsreaktion II. 350.
Verlorenes Licht II. 215.
Vermis des Kleinhirns II. 372. 379.
Verschlußzeit I. 239.
Verseifungszahl I. 107.
Verstärkung von Reflexen II. 340.
Vertretung der Nahrungsstoffe I. 123.
Verwesung I. 89.
Verzweigte Röhren, Strömung I. 286.
Vesikuläres Geräusch I. 457.
Vestibularis II. 121.
Vierhügel II. 383.
Violettblindheit II. 281.
Virtuelles Bild II. 189.
Visieren II. 210.
Visierlinien II. 210.
Viskosität des Blutes I. 298.
Vitalismus I. 2.
Vitalkapazität der Lungen I. 452.
Vitellin I. 102.
Vitellinsäure I. 102.
Vivisektion I. 5.
Vögel ohne Großhirn II. 392.
Vokale II. 182.
Vorderhirn II. 366.
Vorderhorn II. 314.
Vorderseitenstränge II. 356.
Vorderstränge II. 314; — Leitungsbahnen II. 356.
Vorhöfe des Herzens I. 226; — Druck I. 236; — im Kardiogramm I. 224; — Systole I. 241; — vgl. Herz.
Vorläufige Reflexe II. 325.
Vorstellung II. 74.
Vorticella I. 31. 56.

Wachsende Organismen, Stoffwechsel I. 160.
Wachstum des Menschen II. 497.
Wachstumsenergie I. 84.
Wärme, tierische, Quelle I. 60. 571.
Wärmebildung I. 60; — bei der Drüsentätigkeit I. 369; — Größe I. 571; — beim Menschen I. 571; — in den Muskeln I. 572; II. 37; — bei den Pflanzen I. 60; — Regulierung I. 155. 578; — bei den Tieren I. 60. 571.
Wärmeeinheit I. 121.
Wärmeempfindung II. 90.
Wärmeentziehung und Körpertemperatur I. 570.
Wärmeleitung I. 574.
Wärmeregulierung I. 578; — chemische I. 155; — beim Kind I. 582; — physikalische I. 578; — Zentren I. 580.
Wärmereizung I. 179.
Wärmesinn II. 90.
Wärmestich I. 580.
Wärmestrahlung I. 574.
Wärmeverlust I. 573; — Regulierung I 578; — Schutz I. 574.
Wässerige Feuchtigkeit, Brechungsvermögen II. 200.
Wahlmethode II. 460.
Warmblütige Tiere I. 61.
Warmpunkte II. 90; — Lokalzeichen II. 103.
Wasser im Protoplasma I. 23; — im Stoffwechsel I. 179.

Wasserabgabe, durch die Haut I. 565; — im Harn I. 539; — in den Luftwegen I. 423; — im Schweiß I. 563. 565. 574.
Wasserentziehung als Reizmittel I. 71.
Wasserstoff I. 116.
Wasserverdunstung I. 574.
Webers Gesetz II. 84.
Wechselwirkungen zwischen den Organen I. 499.
Wehen II. 486.
Weibliche Geschlechtsorgane II. 482.
Weinsäure I. 536.
Wellenbewegung in den Arterien I. 306; — in elastischen Röhren I. 304.
Wellenlänge des Lichtes II. 188. 250.
Wellenreflexion I. 306; — in den Arterien I. 307.
Wettstreit der Sehfelder II. 303.
Widerstand in den Arterien I. 295; — in der Blutbahn I. 317; — in den Lungengefäßen I. 322; — bei einer strömenden Flüssigkeit I. 284.
Wille, Reizung durch II. 324.
Willkürliche Muskelkontraktionen II. 29.
Wimperbewegungen I. 57.
Wimperinfusorien I. 46; — Galvanotaxis I. 82.
Windungen des Großhirns, s. die einzelnen Windungen.
Winkel α II. 223.
Wortblindheit II. 444.
Worttaubheit II. 446.
Wurfbewegung II. 33.
Wurzelhaare der Pflanzen I. 21.
Wurzelknollen der Leguminosen I. 29.

X-Strahlen, s. Röntgenstrahlen.
Xanthin I. 102. 529.
Xanthinbasen, s. Purinbasen.
Xanthinoxydase I. 529.
Xanthoproteïnreaktion I. 98.
Xanthosin I. 529.
Xylose I. 103. 109.

Young-Helmholtz' Farbenlehre II. 278.

Zähne I. 402.
Zapfen II. 206; — Bewegungen II. 256; — Eigenschaften II. 268.
Zeïn I. 95.
Zeitbestimmung I. 11; — bei psycho-physischen Vorgängen II. 456.
Zeitreize II. 16.
Zelle I. 17; — Aufnahme fester Körper I. 45; — Einschlüsse I. 25; — Form I. 19; — Größe I. 19; — osmotischer Druck I. 45; — Sauerstoffverbrauch I. 33; — Stoffaufnahme I. 38; — vgl. Elementarorganismen.
Zellenagglomerate I. 18.
Zellinhalt, Morphologie I. 24.
Zellkern I. 18. 19. 21; s. Kern.
Zellmembran I. 18. 39.
Zellsaft I. 25.
Zellulose I. 110; — Nährwert I. 148; — Verdauung I. 148.
Zentrale Innervation, Gefühl II. 112.
Zentrales Nervensystem, s. die einzelnen Teile desselben.
Zentralgrube II. 203.
Zentralkörper I. 26.
Zentralorgane, nervöse II. 310.
Zentralwindungen, motorische Rindenfelder II. 408; — sensorische Rindenfelder II. 429; — vegetative Verrichtungen II. 426.
Zentren, Analsphincter II. 352; — Atmung I. 460; — Blase I. 560; II. 352; — Erbrechen I. 413; — Erektion II. 481; — Gefäßnerven I. 335; — Herznerven I. 279; — Magen I. 411; — Pankreas I. 392; — Schweißdrüsen I. 564; — Speicheldrüsen I. 375; — Wärmeregulation I. 580; — vgl. die einzelnen Organe.
Zentriertes optisches System II. 193.
Zentrierung des Auges II. 219.
Zentrifugale Leitungsbahnen im Rückenmark II. 356. 360.
Zentrifugale Nerven I. 6; II. 316; — in den hinteren Wurzeln I. 331; II. 318.
Zentripetale Leitungsbahnen im Rückenmark II. 357. 361.
Zentripetale Nerven I. 6; II. 316.
Zerebron I. 106.
Zerebronsäure I. 106.
Zerebroside I. 106.
Zersetzung I. 33.
Zersetzungsprodukte, Abgabe bei den Elementarorganismen I. 53.
Zerstreuungskreis II. 209.
Zerstreuungslinsen II. 197.
Zervikaldrüsen II. 485.
Zeugung II. 477; — Fähigkeit II. 479. 482.
Zilien I. 57. 58; — des Augenlides II. 308.
Zirkulationsbewegung I. 55.
Zirkulierendes Eiweiß I. 186.
Zittern als Mittel bei der Wärmeregulation I. 158.
Zona pellucida I. 19; II. 482.
Zonula Zinnii II. 237.
Zucker, s. Kohlehydrate, Pankreas.
Zuckerbildung in der Leber I. 533.
Zuckerharnruhr I. 173; vgl. Diabetes.

Zuckerstich I. 518.
Zuckung, auxotonische II. 33; — einfache II. 7; — isometrische II. 6; — isotonische II. 33; — sekundäre II. 29; — summierte II. 23; — übermaximale II. 16.
Zuckungsgesetz II. 17; — beim Menschen II. 22.
Zuckungsverlauf verschiedener Muskeln II. 9.
Zunge, Bewegungsgefühl II. 113; — Gefäßnerven I. 328. 331; — Geschmacksorgan II. 136; — beim Schlucken I. 404.
Zungendrüse I. 377.
Zwangsbewegungen II. 380.
Zwangsstellungen II. 380.
Zwerchfell, Bewegungen I. 447; — Lähmung I. 459.
Zwerchfellatmung I. 448.
Zwischenhirn II. 366. 387.
Zyansäure, s. Isozyansäure.
Zymase I. 51.
Zymogen I. 48. 345; — im Magen I. 353; — im Pankreas I. 360.
Zysteïn I. 93.
Zystin I. 94. 105. 531.
Zytase I. 428.
Zytolyse I. 219.
Zytosin I. 103.
Zytozym I. 221.

Druck von Fischer & Wittig in Leipzig.